

GEOLOGIA

Osos (Mammalia, Carnivora, Ursidae) del Pleistoceno Ibérico (*U. deningeri* Von Reichenau, *U. spelaeus* Rosenmüller-Heinroth, *U. arctos* Linneo): V. Dentición decidua, fórmula dentaria y dentición superior.

Por T. DE TORRES PEREZ HIDALGO (*)

RESUMEN

En este trabajo se realiza una revisión de la dentición de leche (decidua) de los Ursidos, aunque el principal objetivo es el análisis de la fórmula dentaria y de la morfología y biometría de la dentición superior de los grandes osos del Pleistoceno: *U. etruscus* G. CUVIER, *U. deningeri* VON REICH, *U. deningeri* VON REICH, *U. spelaeus* ROS.-HEIN. y *U. arctos* LINN.

En lo concerniente a la fórmula dentaria, se evidencia una reducción progresiva de la presencia de los tres primeros premolares, que están presentes en la especie ancestral *U. etruscus*, faltando en la más evolucionada, *U. spelaeus*. En *U. deningeri* pueden aparecer el primero y/o el tercero, pero nunca el segundo; algo similar ocurre en *U. arctos*. Del análisis morfológico se puede deducir que existe una gran diferencia morfológica entre *U. etruscus* y *U. deningeri*, este último muy cercano a *U. spelaeus*, aunque abundantes caracteres morfológicos los diferencian.

La morfología de la dentición superior de *U. arctos* es muy parecida a la de *U. etruscus*, pero con un desarrollo más complejo de las cúspides que además se hacen más verticales.

El análisis métrico prueba la existencia de dimorfismo sexual en el canino y tercer incisivo superiores, no siendo posible establecerlo en los premolares y molares superiores.

Hay una excelente separación métrica entre las poblaciones de medidas correspondientes a *U. deningeri* y *U. spelaeus*, que a su vez se diferencian fuertemente de la correspondiente a *U. etruscus* y *U. arctos*. El enorme aumento de longitud del cuarto premolar y molares superiores de los representantes de la línea espeloide, *U. deningeri* y *U. spelaeus*, no fue acompañado por un aumento armónico en anchura, de forma que estos dientes resultan relativamente más estrechos. En las dos líneas evolutivas, arctoide y espeloide, hay un aumento progresivo de la altura de las cúspides.

ABSTRACT

In this paper the milk dentition characteristics are reviewed, but the main subject is the *U. etruscus* G. Cuv., *U. deningeri* VON REICH, *U. spelaeus* ROS.-HEIN. and *U. arctos* LIN. dental formula analysis and morphological and metrical comparison of the upper dentition.

In the dental formula, there is a progressive reduction of the three first premolars, present in the ancestor species, *U. etruscus* and missing in the more evolved *U. spelaeus*, while in *U. deningeri* only the second premolar is absent. In *U. arctos* the first and, more frequently the third, premolars can sporadically appear, never the second premolar. From the morphological analysis it is possible to infer a long morphological space between *U. etruscus* and *U. deningeri*. The last one being closely related to *U. spelaeus*, although there are many distinctive morphological features between them both. *U. arctos* dental morphology appears more closely related to *U. etruscus* but with a more complex development and vertical arrangement of the cusps.

Metrical analysis proves sexual dimorphism in the upper canine and third upper incisor. In cheek teeth has not been possible to determine it. There is an excellent metrical differentiation between *U. spelaeus* and *U. deningeri* data populations and, both of them show strong differences with *U. etruscus* and *U. arctos*. The enormous length growth of the cave bear premolar and molars is not accompanied by a similar width increase, resulting in relatively widthness paradoxically lower than in the other species. In the evolutive lines, both arctoid and speloid ones, the cusps become progressively higher.

(*) Empresa Nacional ADARO de Investigaciones Mineras, S. A.

Este trabajo es la quinta parte, de un total de seis, de una versión reducida de la Tesis Doctoral del autor: Ursidos del Pleistoceno-Holoceno de la Península Ibérica.

INTRODUCCION

En este artículo, quinto de un total de seis que recogen una versión reducida de la tesis doctoral del autor, TORRES (1984), se tratan los aspectos morfológicos de la dentición de leche o decidua, se analizan los aspectos de la fórmula dentaria, evidentemente sobrevaluada por algunos autores, en lo que respecta a su carácter específico. La mayor parte del trabajo se dedica al análisis de los aspectos métricos y morfológicos de la dentición superior. El análisis métrico pone de manifiesto la evolución hacia tamaños crecientes en los molariformes de las dos líneas evolutivas, espeloide (*U. deningeri* y *U. spelaeus*) y arctoide (*U. arctos*), que se unen en su ancestro común: *U. etruscus*.

El análisis morfológico permitirá poner de manifiesto el desarrollo de morfologías progresivamente más complicadas, aunque debido a su extraordinaria plasticidad se recurrirá al establecimiento de morfotipos, que pondrán de manifiesto el valor específico del oso de Deninger, puesto en duda por algunos autores.

Trabajos de consulta general, casi siempre sobre material no ibérico, son los de: COUTURIER (1953), ERDBRINK (1953), KOBY (1949), KOBY (1950), KURTEN (1954), KURTEN (1977), MUSIL (1959), MUSIL (1964), RADULESCU y SAMPSON (1959), TORRES (1978), VON REICHENAU (1904) y ZAPFE (1946).

5. DENTITION

5.1. Dentición de leche

Se cuenta con algunos excelentes trabajos monográficos sobre la dentición de leche del *Ursus spelaeus*: KOBY (1952), RADULESCU y SAMPSON (1959) y TERZEA (1969), además del apartado dedicado a ésta en la obra, ya clásica, de COUTURIER (1953), dedicada a *Ursus arctos*.

La fórmula de la dentición de leche del oso pardo, corresponde a la general de los mamíferos, consta de tres incisivos, un canino y cuatro «molares»:

$$i \frac{1-2-3}{1-2-3} + c \frac{1}{1} + m \frac{1-2-3-4}{1-2-3-4}$$

Por otra parte, KOBY (1952) sólo admite la existencia de tres molares de leche, incluso en *Ursus*

arctos. Quedando la fórmula dentaria como sigue:

$$i \frac{1-2-3}{1-2-3} + c \frac{1}{1} + m \frac{3-2-1}{3-2-1}$$

Que coincide con la de *Ursus spelaeus*, TERZEA (op. cit.).

Las reducciones numéricas que afectan a los premolares de la dentición definitiva, provocan que algunos molares de leche se hagan monofisiarios y persistan un cierto tiempo, m^1 , m_1 , m^2 , m_2 , m^3 y m_3 ; los otros dientes difisiarios serán reemplazados.

En el oso pardo actual, según COUTURIER (op. cit.), el orden de aparición de la dentición es como sigue:

- Toda la dentición de leche ha emergido antes del tercer mes de edad del oseño.
- Inmediatamente comienzan a emerger los dientes definitivos: I_1 al cuarto mes, I^1 al quinto mes, I_2 y I^2 al octavo mes, I_3 al doceavo mes, I^3 al treceavo mes.
- Luego comienzan a aparecer los premolares Pm_3 al treceavo mes, Pm_4 al catorceavo mes y Pm^4 al dieciseisavo mes.
- El segundo molar superior aparece al séptimo mes y el superior al octavo mes.
- El tercer molar inferior, que precisa de sitio en la mandíbula, es el más tardío, no haciendo erupción hasta cerca del segundo año, un poco antes que los caninos.

En *Ursus spelaeus* no se conoce la edad en la que se pierden los dientes de leche y hacen erupción los dientes definitivos; KOBY (op. cit.) hace notar que en *Ursus spelaeus*, el único prealvéolo para el premolar definitivo (Pm_4) aparece hacia el segundo mes, lingualmente respecto a la $D1$; mientras que en *Ursus arctos* el primer prealvéolo para el Pm_4 hace su aparición precozmente, inmediatamente tras el alvéolo del canino de leche, habiendo ya hecho erupción el premolar anterior (Pm_1), cuando todavía son funcionales los dientes de leche.

El primer incisivo $id1$ sup., el más central, es un diente de dimensiones muy reducidas, con una corona abombada hacia la zona labial, un poco inclinada hacia la parte mesial. La cara palatal o

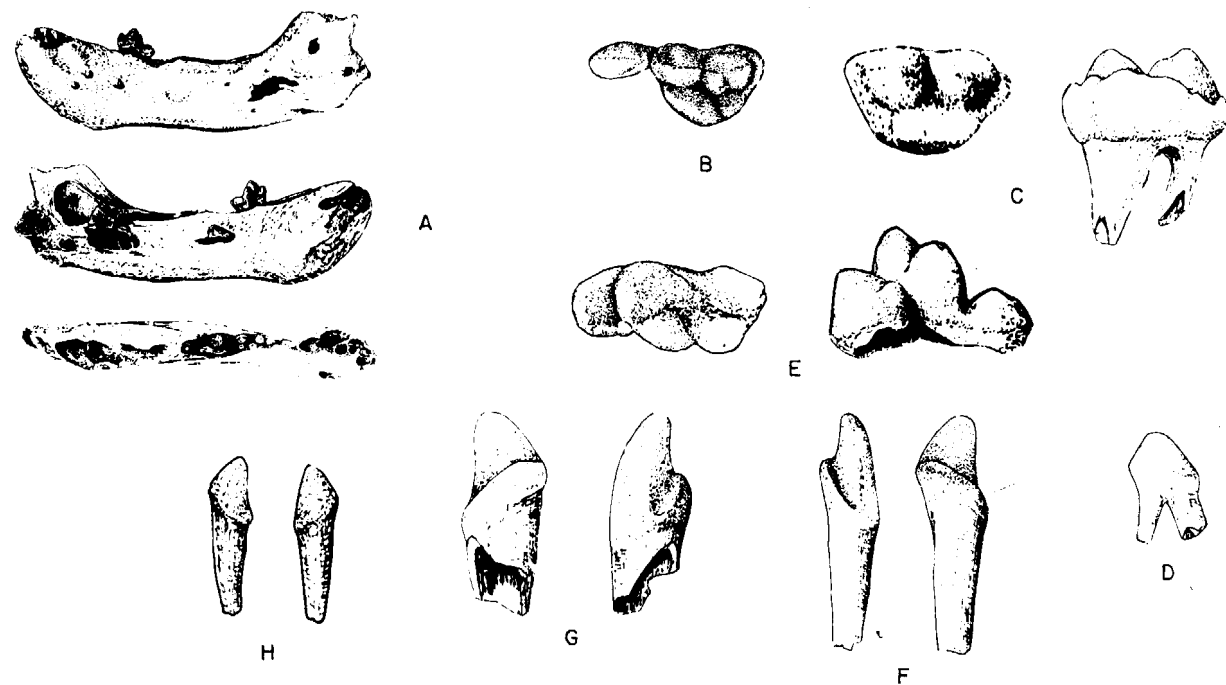


Figura 5.1.—Algunas piezas de la dentición de leche: (A) mandíbula de *Ursus arctos* (sin.), con el d3; (B) d1 y d2 (sin.) de *Ursus arctos*, de Cueva Furminha (FU); (C) d3 (dex.) de *Ursus spelaeus*, de la Cueva del Reguerillo (T); (D) d2 (dex.) de *Ursus spelaeus* de la Cueva del Reguerillo (T); (E) d3 (dex.) de *Ursus spelaeus* de la Cueva del Reguerillo (T); (F) id3 (dex.) de *Ursus arctos* de la Cueva de Saldarrañao (D); (G) Cd de *Ursus spelaeus* de la Cueva del Reguerillo (T); (H) id3 de *Ursus spelaeus*, procedente de la Cueva del Reguerillo (T). Los dientes aislados tienen una escala aprox. $\times 4$.

posterior presenta en la base un pequeño reborde transversal, cuyo grado de diferenciación es muy variable. Raíz con forma de cono alargado.

El segundo incisivo Id2 sup. es sensiblemente más robusto y mejor diferenciado que el primero. Recuerda mucho al diente correspondiente de la dentición definitiva. La cara labial regularmente abombada, mostrando mesialmente un pequeño abultamiento en el cuello, y distalmente otro sobre la corona. La punta o vértice del diente está levemente girada en sentido mesial. La cara mesial del diente presenta un reborde bastante fuerte, que termina en los abultamientos ya citados; este reborde va ligeramente de arriba a abajo en sentido distomesial. Raíz cónica con la cara anterior algo aplanada.

El tercer incisivo Id3 sup. es todavía mayor que el segundo y se parece algo al canino de leche. La corona se curva un poco en forma de gancho, poseyendo también un fuerte reborde basal en la cara palatal, que va un poco oblicuo de arriba a abajo

en sentido mesio-distal. La corona entronca con la raíz, sin que se produzca ningún adelgazamiento que indique un cuello. En la zona mesial del borde se forma un pequeño saliente que corresponde al lóbulo que tan claramente se diferencia en el diente definitivo.

El canino superior es el diente más largo, con raíz y corona fuertemente incurvadas hacia atrás. La corona es asimétrica, ya que su punta se dirige en sentido disto-labial, y en la base medial de la corona hay una pequeña protuberancia que se prolonga, dando un reborde poco sobresaliente, sobre el costado del diente. Hay otro reborde que sobresale poco en el lado palatal del diente, que llega a alcanzar el vértice de la corona atenuándose hacia la zona distal. La cara distal de la corona está recorrida por una cresta netamente marcada, que va de la base al vértice. Finalmente, otra cresta que parte de la pequeña protuberancia mesial, anteriormente citada, termina en el vértice de la corona, tras un recorrido algo cóncavo sobre el flan-

co mesial del diente. Este diente se implanta al bies, es más alto del lado distal que del mesial.

El molar intermedio D2 sup. tiene dos raíces, de las que la mesial es la más fina. La corona alargada en sentido mesio-distal presenta una cúspide bien definida, flanqueada en su límite distal por un talón poco voluminoso, pero bien marcado.

El molar anterior D3 sup. es, junto con el primer incisivo, el diente más pequeño y peor diferenciado. Corona cónica poco desarrollada en sentido mesio-distal, que se pierde insensiblemente en una raíz cónica bastante corta.

El molar superior D1 sup. es el diente más importante, el único que posee tres raíces: una palatal y dos labiales, recordando su forma al primer molar de la dentición definitiva. Correspondiéndose con las dos raíces de la zona labial, aparecen dos cúspides más o menos del mismo tamaño, alargadas en sentido mesio-distal. La mesial (paracono) puede ser algo mayor que la distal (metacono), los ejes de las cúspides son algo divergentes. Delante de la cúspide mesial y detrás de la distal se desarrollan dos pequeños dentículos (que se podrían asimilar al para y metastilo del diente definitivo), separados de la cúspide principal por un pequeño surco, estando el dentículo mesial, que es un poco más pequeño que el distal, mejor diferenciado. La raíz labial proximal es recta, mientras que la distal (correspondiente al metacono) se incurva hacia la zona labial. El borde palatal del diente está ocupado por una cresta redondeada, en la que, por lo menos, se llegan a distinguir tres dentículos, de los que el central es un poco más voluminoso que los otros. Otras veces esta cresta se descompone en un número mayor de dentículos. A media altura de la pared palatal del diente se puede encontrar un esbozo de cíngulo que, a veces, sólo está marcado por algunos dentículos (dos o tres) alineados. Visto desde la cara oclusal, el borde lingual forma una curvatura regularmente convexa, mientras que el labial muestra un surco muy neto que separa el paracono del metacono. Las dos raíces distales con frecuencia se unifican.

Según Koby (1932) un carácter que distingue los dientes inferiores de los superiores es que la raíz de los primeros es, en general, más grácil, y el aspecto general de las coronas dentarias es mucho más cortante.

Primer incisivo id1 inf. Es un diente minúsculo, provisto de una corona ligeramente más ancha que gruesa, con forma asimétrica redondeada. Posee una raíz casi cilíndrica cuyo extremo se inflexiona ligeramente hacia la zona distal.

Segundo incisivo id2 inf. Es sensiblemente mayor que el primero y mejor diferenciado. Posee una corona más ancha (en sentido transversal) que gruesa, asimétrica y mostrando en la base un abultamiento distal. Aparece otro abultamiento mesial, más o menos por encima de la mitad de la altura de la corona. La cara labial es ligeramente abombada (convexa), mientras que la cara lingual es levemente cóncava, los bordes mesial y distal suelen ser suavemente redondeados, aunque a veces son rectos, dándole al diente un perfil triangular. La raíz, bastante larga, muestra una sección triangular, suavizada por un aplanamiento labial.

El tercer incisivo id3 inf. Es un diente más robusto que el anterior y mejor definido morfológicamente. La corona es triangular, más ancha que gruesa, con una cara labial un poco cóncava y la lingual un poco convexa. Posee un pequeño tubérculo en la parte baja de la zona distal, y otro a media altura de la corona en el lado mesial. En la cara lingual del diente, los dos tubérculos anteriormente citados están unidos mediante un reborde oblicuo. Su grado de diferenciación es muy variable; a veces el mesial es el más desarrollado o a la inversa; en este caso recuerda fuertemente al lóbulo distal del tercer incisivo inferior de la dentición definitiva.

Canino inferior de leche, Cd inf. Este diente se parece al superior; quizás la única diferencia radica en que la curvatura mesial está más desarrollada.

El molar anterior D3 inf. es un diente muy pequeño, unirradicado, muy frágil, implantado al bies. La corona, faliforme, se inclina hacia la zona labial.

El molar intermedio D2 inf. puede poseer tanto una raíz como dos. Cuando tiene dos, la mesial es la más débil; a veces se une a la distal, siendo más corta que ésta. La corona es piramidal, de perfiles suavizados y más larga que gruesa (en sentido labio-lingual); la arista mesial está ligeramente más abombada que la distal.

El molar posterior D1 inf. tiene siempre dos raíces, siendo siempre la mesial más débil que la

distal. Posee una corona de estructura complicada, con al menos cinco cúspides principales: la más mesial es un pequeño cono puntiagudo, que se dirige directamente hacia arriba (paracónido). Detrás de ella y en el lado labial se encuentra la cúspide más robusta de todo el diente (protocónido), cuya cúspide también se dirige hacia arriba y hacia delante; tras ella, algo menos robusta y en el lado lingual, se encuentra una tercera cúspide vertical (el metaconido); estas tres cúspides completan el trigónido. El talónido está ocupado solamente por dos cúspides, de las que cabe citar, como caso excepcional, que la labial (hipocónido), es más robusta que la lingual (entocónido); en ocasiones pueden desdoblarse en varias. Bajo el hipocónido se suele desarrollar un esbozo de cingulo en el que, a veces, se sitúa una cusculilla. Más raramente se puede encontrar otra en el extremo distal del surco hipocónido-entocónido, al igual que en el surco protocónico-entocónido.

La dentición de leche del oso pardo es siempre menos robusta que la del oso de las cavernas. Entre incisivos y caninos de las dos especies no existe ninguna diferencia morfológica a destacar; tampoco las hay en los molares anteriores D3 sup. y D3 inf.; los molares intermedios D2 inf., inferiores, son muy parecidos. Los superiores D2 sup. parecen tener un talón más robusto en *Ursus spelaeus* que en *Ursus arctos*. Las diferencias más notables aparecen, sobre todo, en los molares posteriores. De una manera general se puede decir que son más complicados en el oso de las cavernas. El molar posterior superior D1 sup., en el oso de las cavernas posee tres cúspides palatales bien diferenciadas, de las que la central es la mayor; en el oso pardo sólo aparecen dos o una. Respecto al molar posterior inferior D1 inf., se puede decir lo mismo: en el del oso pardo se observan cinco cúspides, tres en el trigónido y dos en el talónido, mientras que en el del oso de las cavernas siempre hay cúspides accesorias, entocónido e hipocónido suelen estar desdoblados.

5.2. Fórmula dentaria

La serie dentaria más completa de los *Ursidos* consta de cuarenta y dos piezas, que se distribuirían de la siguiente manera:

— Dentición superior (por cada maxila): tres incisivos situados en la parte delantera del

rostro, alineados; el segundo puede colocarse, con frecuencia, en una posición más retrasada. Son de tamaño creciente de dentro a fuera y los tres unirradiculados. A continuación de los incisivos, separado por un pequeño diastema, se emplaza el canino, el diente más voluminoso y unirradicado. Tras el canino existe una zona en la que se implantan los cuatro premolares, los tres primeros, que son poco o nada funcionales son unirradiculados (1). Muchas veces aparecen al bias; faltan en muchas ocasiones apareciendo sólo el alvéolo, y su número generalmente se interpreta como indicador del grado de evolución de la especie en cuestión. El primer premolar se sitúa inmediatamente tras el canino, el segundo lo hace, más o menos, hacia la mitad del diastema, haciéndolo el tercero al final; su tamaño es creciente en el orden en que se han citado. El cuarto premolar, que existe en todas las especies, posee dos raíces y se sitúa inmediatamente delante del primer molar, en ocasiones puede estar implantado al bias. Tras el cuarto premolar, aparece el primer molar, rectangular y dotado de tres raíces, seguido del segundo molar, característicamente alargado, que posee cuatro o cinco raíces.

— Dentición inferior (para cada hemimandíbula): tres incisivos escalonados de mayor a menor, de dentro a fuera, que son proporcionalmente menos robustos que los correspondientes de la dentición superior. Normalmente el segundo incisivo se sitúa más retrasado que los otros. A continuación, y separado por un pequeño diastema, aparece el canino. En las zonas anteriores, central y posterior, del diastema se implantan los tres primeros premolares, que, al igual que los superiores, son unirradiculados y poco funcionales; muchas veces se implantan al bias, faltando en ciertos casos. Al igual que los superiores, sufren una reducción numérica parcial o total, según la especie de que se trate. A continuación del tercer premolar, o separado de él por un pequeño diastema, se encuentra el cuarto premolar inferior, menos voluminoso que su homólogo superior, que, según las especies, posee mayor o menor funcionalidad.

(1) Raramente se detectan casos en los que el tercer premolar superior es birradicado.

Posee dos raíces y muy frecuentemente se implanta al bias. A continuación se desarrolla la serie molar compuesta por tres dientes: un primer molar, birradicado, angosto y largo; un segundo molar muy cuadrado, también dotado de dos raíces; le sigue el tercer molar de perfil subcircular y dotado de una única y robusta raíz.

El ancestro de los *Ursidos* del Pleistoceno: *Ursus etruscus*, G. CUVIER, muestra una dentición completa que da la fórmula:

1-2-3	1	1-2-3-4	1-2-0
I	C	PM	M
1-2-3	1	1-2-3-4	1-2-3

En la colección de *Ursus etruscus*, procedente de Val d'Arno, en el Museo de Geología y Paleontología de Florencia y en el Museo de la Academia Valdarnesa de Montevarchi, la fórmula dentaria

más frecuente es la que se indica arriba, aunque existen casos en los que aparece una reducción en los premolares: de un total de ocho maxilas, seis poseen los cuatro premolares, a una le falta el segundo premolar y a otra le falta el primero. Por supuesto que no sólo falta el diente, sino que no existen trazas del alvéolo y no se aprecian recrecimientos óseos patológicos que pudiesen haber obliterado el alvéolo. De un total de once hemimandíbulas, nueve muestran una fórmula dentaria similar a la indicada, a una le falta el primer premolar y a la otra le falta el tercero.

En *Ursus deningeri* se manifiesta una gran variedad de formas; en la fórmula dentaria Von REICHEAU (1904) cita, en el material encontrado en Mosbach y Mauer, la existencia de cráneos con el primero y tercer premolares, así como mandíbulas con el tercer premolar. ZAPFE (1946) cita un cráneo de Hundsheim con alvéolos del primer y

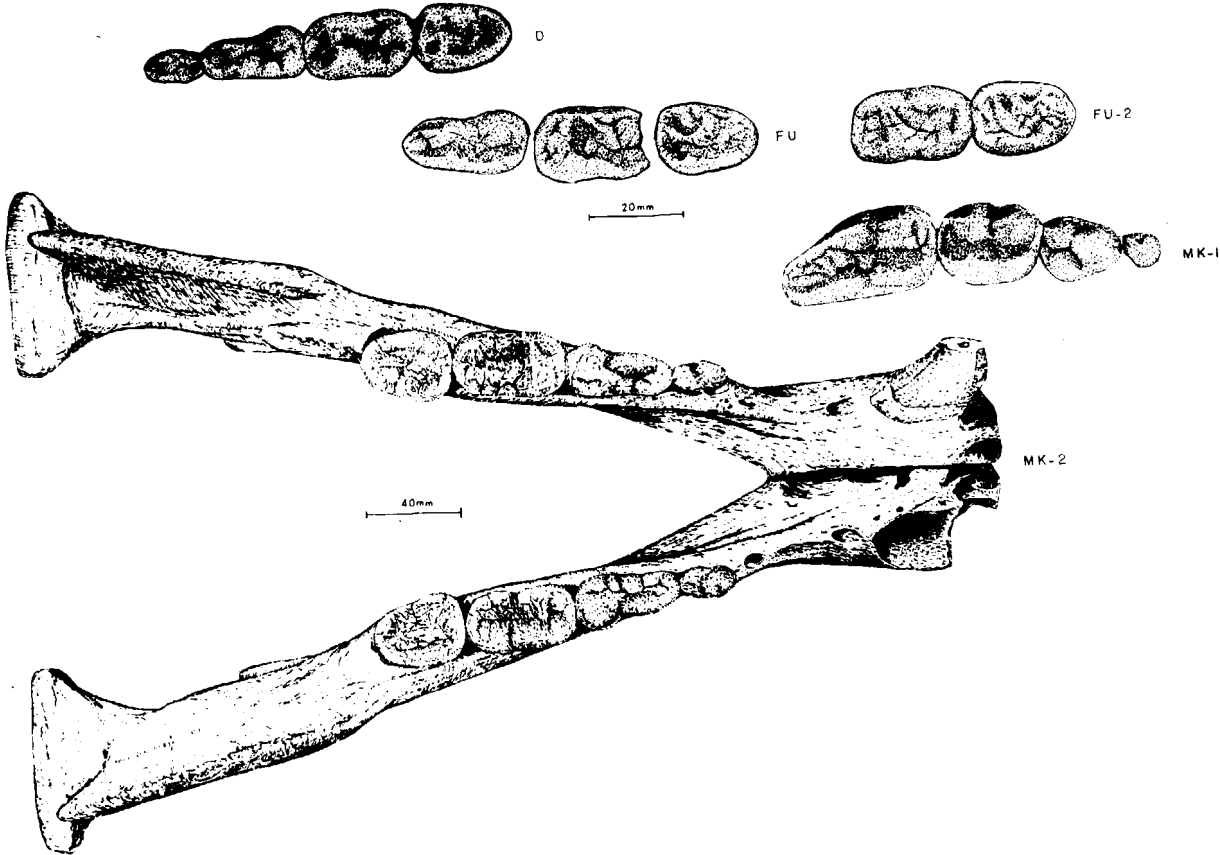


Figura 5.2.—Algunas series dentarias de *Ursus arctos* LIN. MK-1 serie superior dex. de Mandabeko Koba; MK-2 mandíbula de Mandabeko Koba; D, serie inferior (dex.) procedente de la Cueva de Saldarrañao; FU, serie inferior dex. de Cueva Furninha; FU-2, serie inferior, incompleta, procedente de Cueva Furninha.

tercer premolares. En el abundante material procedente de Petralona, KURTEN (1977) observa cuatro casos en los que aparece el alvéolo del tercer premolar superior, faltando los dos primeros, y de un total de cuatro mandíbulas, en tres no encuentra traza de los alvéolos de los tres primeros premolares anteriores, encontrando en una un alvéolo doble correspondiente a un tercer premolar. Se ha recurrido a datos bibliográficos, ya que no se ha podido estudiar mucho material de esta especie, procedente de la Península Ibérica; no hay ningún dato respecto a la dentición superior. El tercer premolar está presente en dos mandíbulas procedentes de Lezetxiki (LZ); los alvéolos del primero y segundo aparecen en una mandíbula procedente de Cueva Mayor (B), en otras dos de esta misma localidad sólo se localizan, respectivamente, el primero y el segundo premolar. Finalmente, en una mandíbula procedente de la Cueva de San-

ta Isabel (SI) faltan todos los premolares anteriores y sus alvéolos.

En definitiva, de todo lo indicado en los párrafos precedentes, se deduce que en *Ursus deningeri* aparece una fuerte variabilidad de la fórmula dentaria, en lo que respecta a los tres primeros premolares, tanto superiores como inferiores, coexistiendo casos con una reducción mínima, sólo se ha perdido un premolar, con aquellos en los que faltan los tres.

Ursus spelaeus posee una fórmula dentaria con la máxima reducción numérica observada en los *Ursidos*. La fórmula habitual es:

I	1-2-3	C	1	P	0-0-0-4	M	1-2
	1-2-3		1		0-0-0-4		1-2-3

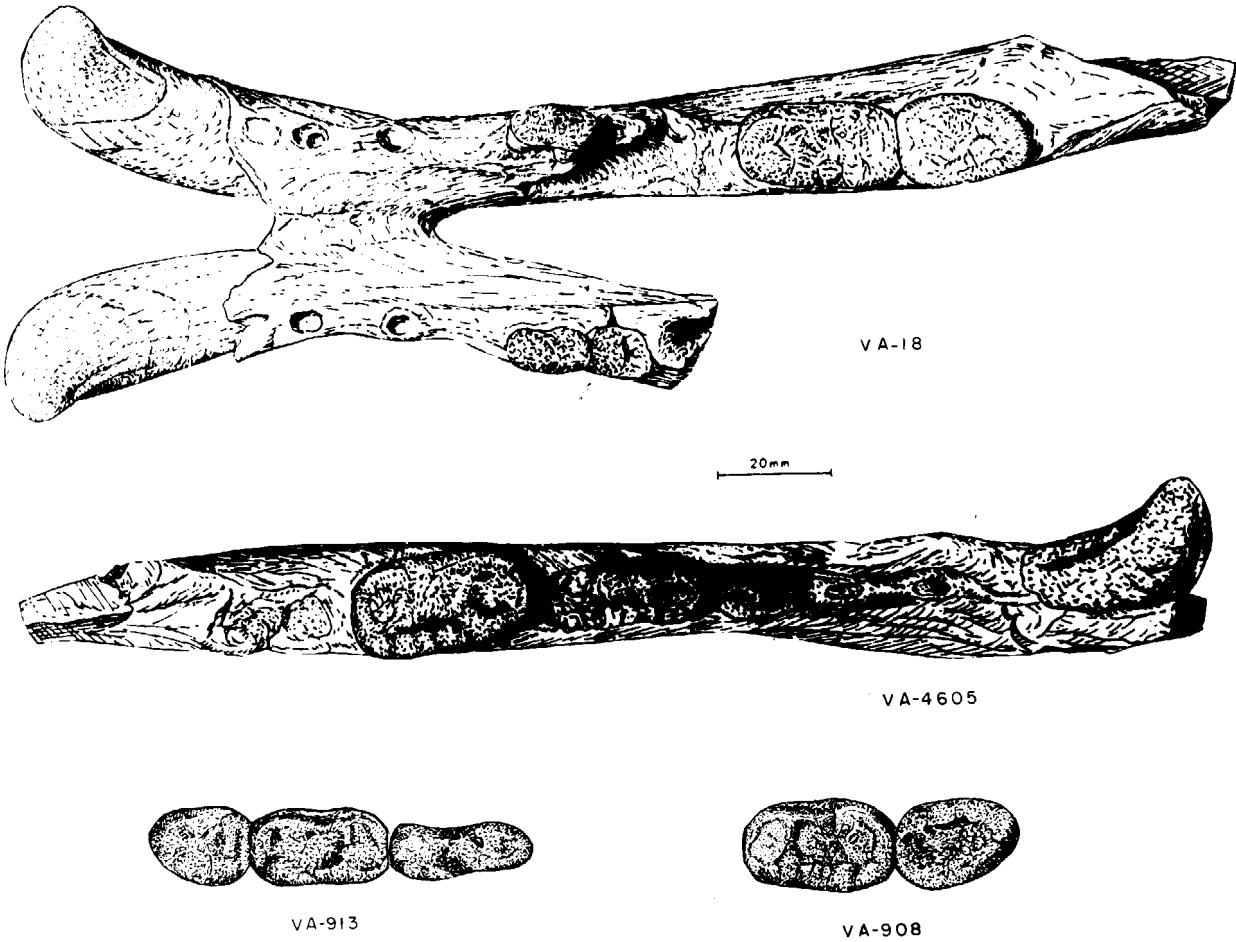


Figura 5.3.—Series inferiores de *Ursus etruscus* de Val d'Arno.

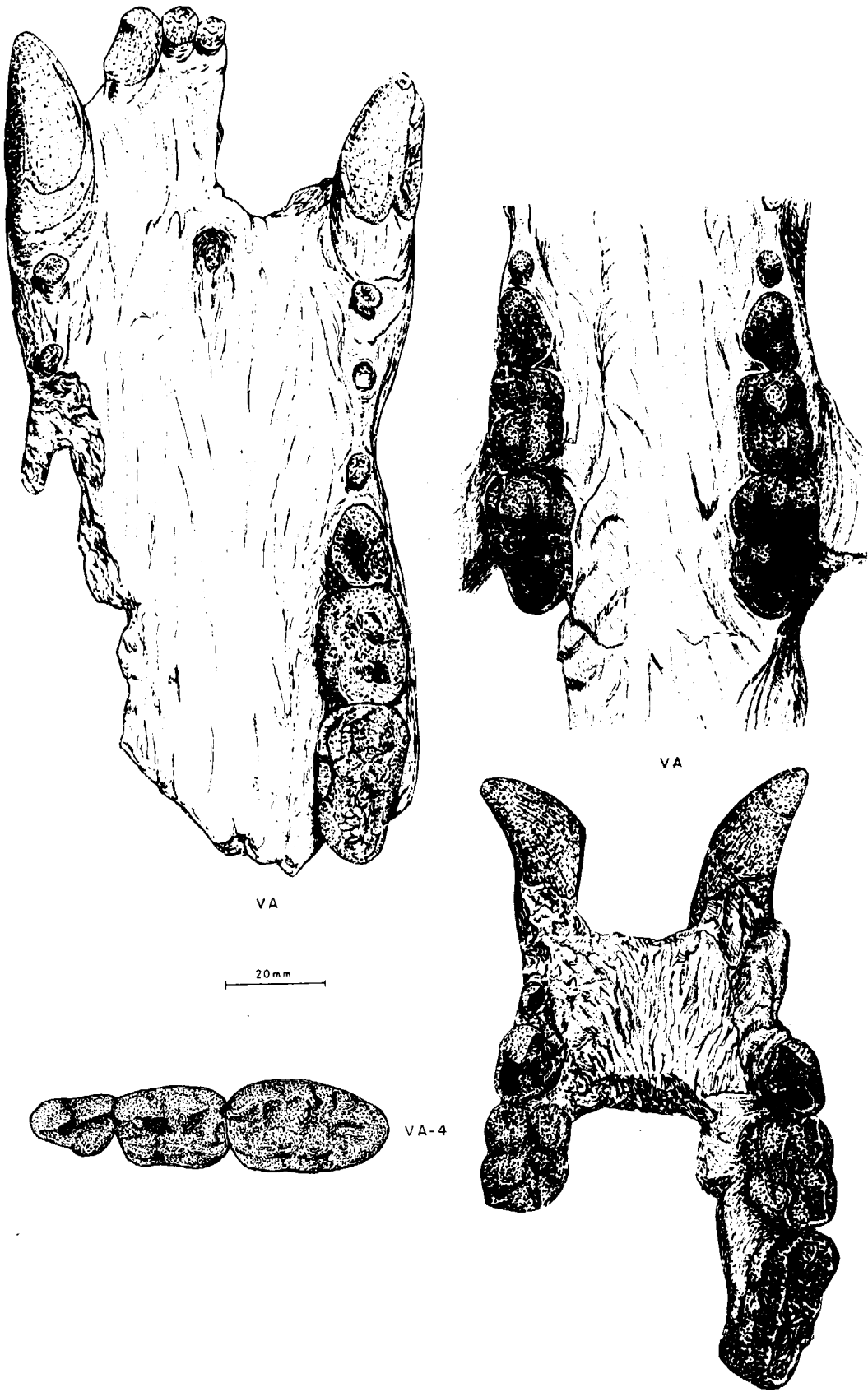


Figura 5.4.—Series superiores de *Ursus etruscus* de Val d'Arno.

De un total de cincuenta y cinco maxilas completas que he estudiado, cuarenta y dos muestran una fórmula dentaria superior, similar a la indicada líneas arriba, pero en trece aparece el tercer premolar superior o su alvéolo. Curiosamente ocho de los casos corresponden a un único yacimiento: el de la Cueva de Troskaeta (TR) y los otros cinco, aparecen en maxilas de osos de las cavernas encontradas en yacimientos situados en la zona Costero Cantábrica, dos en la Cueva de Cubias Negras (BN) y dos en la Cueva de Arrikutz (A).

Respecto a la serie dental inferior, de un total de ciento ochenta mandíbulas en las que he podido observar toda la dentición, ciento setenta y tres (173) mostraron una fórmula dentaria simplificada, similar a la indicada arriba; tres mandíbulas mostraron el primer premolar o su alvéolo, una de Troskaeta (TR), otra de Cubias Negras (BN) y otra de la cueva de La Pasada (S), tres mostraron trazas del alvéolo del segundo premolar, dos procedentes de la Cueva de Arrikutz (A) y una de la Cueva del Reguerillo (T). Aunque en este último caso podría tratarse de una pervivencia de un alvéolo de un diente de leche. Finalmente una mandíbula procedente de El Congosto (CC) muestra el alvéolo de los primeros y segundos premolares, aunque puede ser un alvéolo de un diente de leche.

En *Ursus arctos* LINNEO, la fórmula dentaria más habitual es la siguiente:

1-2-3	1	1-0-3-4	1-2
I	C	P	M
1-2-3	1	1-0-0-4	1-2-3

De un total de cuarenta y cuatro maxilas, treinta y seis muestran el primero y tercer premolares superiores, o sus alvéolos; en dos casos procedentes de la Cueva de Saldarrañao (D) existen los alvéolos de los tres premolares anteriores. En un caso, Cueva de Aketegui (AK), se observan los alvéolos del segundo y tercer premolar superior. En un caso (GR) se observan los alvéolos del primero y segundo premolares, en cuatro casos se aprecia sólo el tercer premolar superior.

De las cuarenta y dos mandíbulas, veintiséis muestran, al menos, los alvéolos del primer premolar inferior. En trece aparecen los alvéolos del primer y tercer premolar. En un caso, probablemente anómalo, procedente de Mandabe Koba (MK), aparecen los alvéolos de los tres primeros premolares inferiores, y en dos casos, osos actua-

les de Picos de Europa (MN), faltan los tres premolares.

En mandíbulas de especies actuales de América he encontrado las siguientes fórmulas: *Ursus arctos middendorfi*: de veintiuna mandíbulas de diecisiete sólo está presente el primer premolar, en tres lo están el primero y el segundo, en un caso sólo el tercero. *Ursus arctos gyas*: de dieciocho

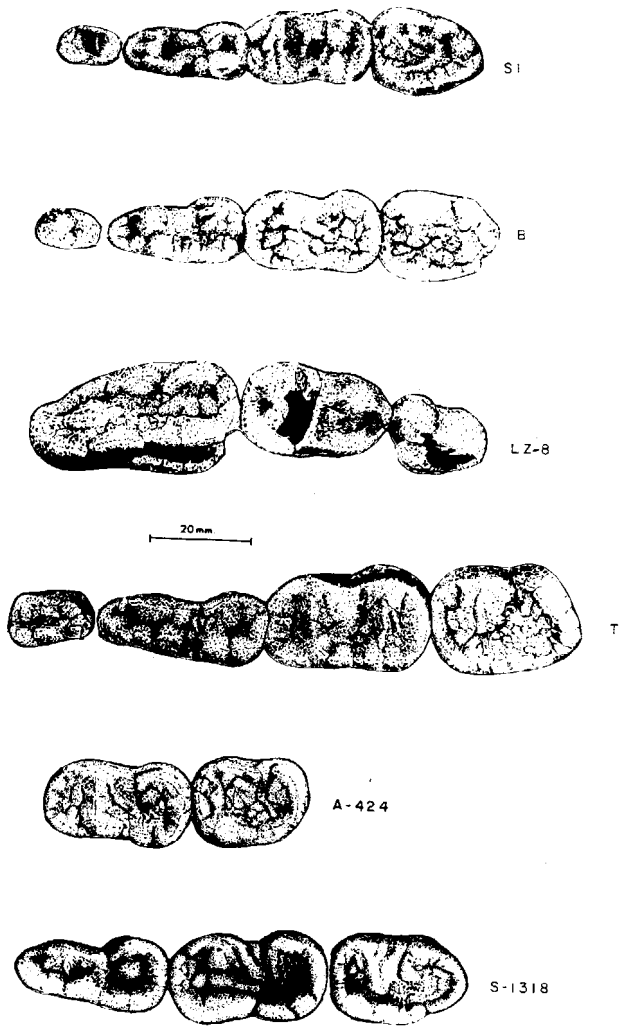


Figura 5.5.—SI, serie inferior dex. de *Ursus deningeri* de la Cueva de Santa Isabel (SI); B, serie inferior dex. de *Ursus deningeri* de Cueva Mayor; LZ-8, serie superior dex. de *Ursus spelaeus* de la Cueva de Lezeixiki; T, serie inferior dex. de *Ursus spelaeus* de la Cueva del Reguerillo (T); A-424, serie inferior dex. de *Ursus spelaeus* de la Cueva de Arrikutz; S-1328, serie inferior (dex.) de *Ursus spelaeus* de la Cueva de la Pasada (S).

mandíbulas, en diecisiete sólo está presente el primer premolar, faltando éste en un caso. *Ursus arctos horribilis*: de veinte mandíbulas estudiadas, diecinueve muestran sólo el primer premolar, apareciendo en una además el tercer premolar.

En el oso polar, *Thalarctos maritimus*, la fórmula dentaria inferior es similar. De veinte mandíbulas estudiadas, en diecinueve sólo está presente el primer premolar, faltando los tres anteriores en un caso. En definitiva: en la heterogénea y heterócrona población de *Ursus arctos*, se observa una buena definición del número de premolares superiores, aunque existen algunos casos super o infranumerarios.

5.3. Dentición superior

Primer incisivo superior (fig. 5.6)

Este incisivo, el más interno, es el más pequeño de los tres que se sitúan sobre la maxila. Su cara anterior es lisa y convexa, con un perfil triangular casi equilátero. En el ángulo externo de la cara externa o labial se observa un pequeño surco que hace resaltar el lóbulo distal, poco desarrollado en

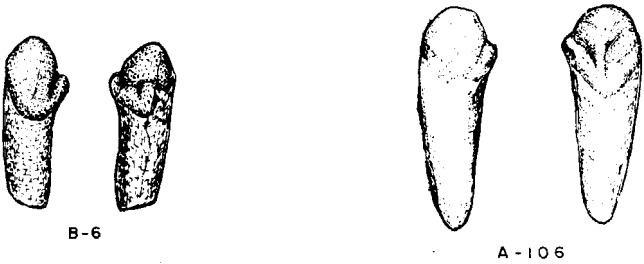


Figura 5.6.—Primer incisivo superior. B-6, *Ursus deningeri* (dex.) de Cueva Mayor (B); A-106, *Ursus spelaeus* (dex.) de Cueva de Arrikutz (A).

Ursus arctos y *Ursus etruscus*, mucho mejor marcado en *Ursus deningeri* y *Ursus spelaeus*. En la cara labial el esmalte sube más hacia la parte externa; la cara mesial es aplanada, sin trazas de un lóbulo mesial en los incisivos de *Ursus etruscus* y *Ursus arctos*, mucho mejor marcado en *Ur-*

sus deningeri y *Ursus spelaeus*. Tanto el lóbulo mesial como el distal se desgastan rápidamente por el roce de los incisivos entre sí.

Si se contempla ahora el diente por su cara oclusal o interna, se observa, en primer lugar, un lóbulo central puntiagudo que sobresale fuertemente, se continúa la cara oclusal por una superficie algo abultada, limitada en sus lados mesial y distal por los lóbulos, que poseen un desarrollo notable en *Ursus deningeri* y *Ursus spelaeus*, estando, sobre todo en *Ursus deningeri*, descompuestos en una serie de pequeñas cúpulas coalescentes, que dan un aspecto de arista redondeada y rugosa. En el punto más posterior de la cara oclusal, en la zona donde se unen ambos lóbulos se desarrolla un fino surco.

La raíz es única, separada de la corona por un cuello bastante neto, lateralmente deprimida, mostrando convexidad anterior ya que se dirige hacia arriba y hacia atrás. Las caras mesial y distal, en especial la distal, poseen una suave acanaladura central a lo largo de todo su recorrido.

Sobre el primer incisivo superior se tomaron únicamente dos medidas: 1) máximo diámetro transversal de la corona, y 2) máximo diámetro anteroposterior de la corona; figuran en la tabla 5.1 (*Ursus arctos*), tabla 5.2 (*Ursus etruscus*), tabla 5.3 (*Ursus deningeri*) y tabla 5.4 (*Ursus spelaeus*).

	TV	D	FU	GF	Muestra total			
	n=2	n=1	n=1	n=1	μ	σ	N	V _i -V _s
1	6,3 - 6,3	5,8	7,2	6,6	6,4	0,51	5	5,8 - 7,2
2	8,0 - 8,1	7,4	9,2	9,4	8,4	0,81	5	7,4 - 9,4

TABLA 5.1.—Medidas del primer incisivo superior de *Ursus arctos*

	PV	V			
	n=1	μ	σ	N	V _i -V _s
1	6,3	6,6	0,51	6	5,8 - 7,3
2	7,3	8,0	0,88	6	6,9 - 8,7

TABLA 5.2.—Medidas del primer incisivo superior de *Ursus etruscus*

	B			
	μ	σ	N	$V_1 - V_2$
1	9,0	0,80	6	8,1 - 10,5
2	10,7	0,99	6	9,0 - 11,7

TABLA 5.3.—Medidas del primer incisivo superior de *Ursus deningeri*

De la comparación de las tablas de medidas y de los histogramas (fig. 5.7) se deduce que el primer incisivo superior de *Ursus spelaeus* es el de mayor tamaño, seguido muy de cerca por el de *Ursus deningeri*, siendo notablemente menos robustos tanto los de *Ursus arctos* como los de *Ursus etruscus*, que, en lo que respecta a los pocos datos obtenidos, son los de menor tamaño. También se aprecia claramente que las diferencias entre los valores medios de las dos medidas, se hacen más llamativas en el máximo diámetro transversal de la corona (1) que en el diámetro ante-

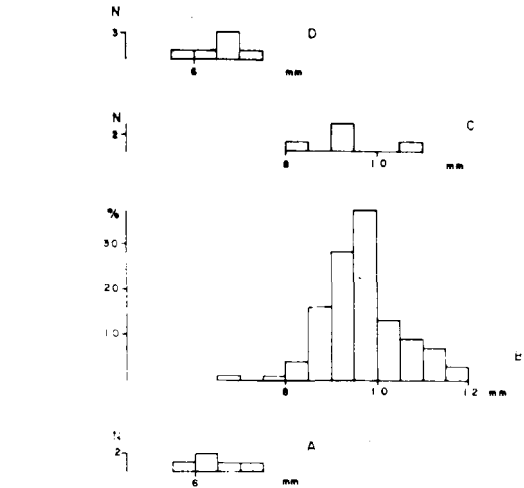


Figura 5.7.—Histogramas del diámetro transversal de la corona del primer incisivo superior. A, *Ursus arctos*; B, *Ursus spelaeus*; C, *Ursus deningeri*; D, *Ursus etruscus*.

roposterior de la corona (2), medida en la que se suavizan algo las diferencias entre los valores medios.

	S	AM	TR				K				GZ	A				AR			
	n=4	n=1	μ	σ	N	$V_1 - V_2$	μ	σ	N	$V_1 - V_2$	n=3	μ	σ	N	$V_1 - V_2$	μ	σ	N	$V_1 - V_2$
1	8,1 - 9,6	8,8	8,9	1,04	6	7,6 - 10,2	9,9	0,94	41	8,6 - 11,8	8,8 - 11,2	9,5	0,69	6	8,7 - 10,2	9,7	0,64	11	8,8 - 10,8
2	10,3 - 11,8	10,1	11,1	1,00	6	10,0 - 12,8	11,5	0,85	39	8,9 - 13,8	9,8 - 12,3	10,3	0,29	7	10,0 - 10,2	12,0	0,93	10	11,1 - 14,0

TABLA 5.4.—Medidas del primer incisivo superior de *Ursus spelaeus*

	X		Muestra total			
	n	2	μ	σ	N	$V_1 - V_2$
1	8,4	8,8	9,8	0,95	95	7,6 - 11,8
2	9,5	10,7	11,1	1,05	95	7,0 - 13,8

TABLA 5.4.—Medidas del primer incisivo superior de *Ursus spelaeus*

Segundo incisivo superior (fig. 5.8)

Se implanta a continuación del primero, aunque ocupa una posición algo ms retrasada. Morfológicamente es muy similar, aunque bastante más robusto. El lóbulo distal está fuertemente desarrollado y es puntiagudo, el lóbulo mesial está bien desarrollado. La existencia de estos lóbulos origina una morfología muy abrupta en *Ursus spe-*

laeus; en *Ursus deningeri* están menos desarrollados que en *Ursus spelaeus*, con frecuencia formados por un número relativamente de pequeñas cúspulas algo puntiagudas; este fenómeno se observa con más frecuencia en el lóbulo mesial. En *Ursus arctos* son notablemente menores. En *Ursus etruscus* y en algunos casos los lóbulos poseen aristas cortantes.

Sobre el segundo incisivo superior se midió el diámetro transversal de la corona (1) y el diámetro anteroposterior de la corona (2); los datos aparecen en las tablas 5.5 (*Ursus arctos*), 5.6 (*Ursus*

	TV	D	P	FU	Muestra total			
	n=2	n=2	n=1	n=2	μ	σ	N	$V_1 - V_2$
1	7,4 - 7,4	6,6 - 7,3	10,5	8,3 - 8,8	8,0	1,30	7	6,6 - 10,5
2	8,6 - 8,4	8,5 - 9,6	10,6	10,0 - 10,3	9,5	0,84	7	8,5 - 10,6

TABLA 5.5.—Medidas del segundo incisivo superior de *Ursus arctos*

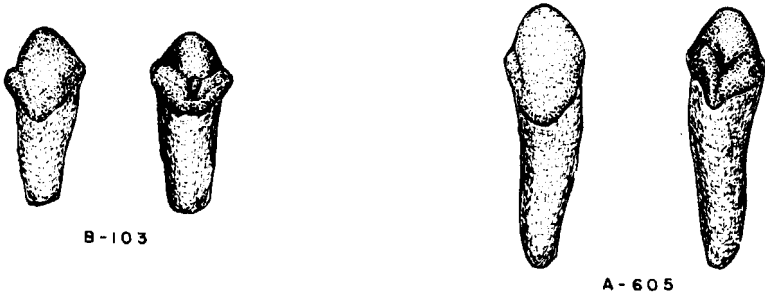


Figura 5.8.—Segundo incisivo superior. B-103, *Ursus deningeri* (sin.) de Cueva Mayor (B); A-605, *Ursus spelaeus* (sin.) de la Cueva de Arrikrutz (A).

	V
	n=2
1	6,6
2	8,2 - 9,3

TABLA 5.6.—Medidas del segundo incisivo superior de *Ursus etruscus*

etruscus), 5.7 (*Ursus deningeri*) y 5.8 (*Ursus spelaeus*); respecto a los cuales se puede repetir la misma observación realizada en el apartado dedicado al primer incisivo superior. Pese a la pobreza de datos, se observa (fig. 5.9) los mayores tamaños corresponden a *Ursus spelaeus*, seguidos, relativamente de cerca, por el de *Ursus deningeri*, mientras que los de *Ursus arctos* y *Ursus etrus-*

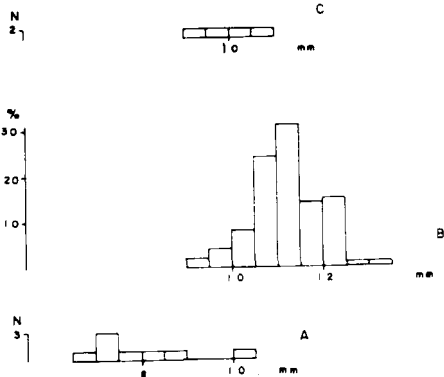


Figura 5.9.—Histogramas del diámetro transversal de la corona del segundo incisivo superior. A, *Ursus arctos*; B, *Ursus spelaeus*; C, *Ursus deningeri*.

	B
	n=4
1	9,2 - 10,8
2	10,9 - 11,2

TABLA 5.7.—Medidas del segundo incisivo superior de *Ursus deningeri*

cus, sobre todo los de la última especie, son notablemente menores en lo que respecta al diámetro transversal de la corona (1), ya que el diámetro anteroposterior (2) tiende a ser más similar, aunque se conserva el mismo orden de robustez decreciente.

	S				AM	AT	TR	K				GZ	A				RV
	μ	σ	N	$V_1 - V_2$	n 1	n 1	n 3	μ	σ	N	$V_1 - V_2$	n 2	μ	σ	N	$V_1 - V_2$	n 2
1	11,2	0,39	6	10,8 - 11,8	12,0	12,8	10,5 - 11,8	11,1	0,77	34	9,6 - 12,4	9,2 - 11,3	10,5	0,78	9	9,0 - 11,4	16,5
2	12,8	0,53	6	12,2 - 13,4	14,0	14,5	12,7 - 14,0	12,8	0,90	35	11,6 - 14,8	11,0 - 11,8	11,7	0,50	8	11,6 - 12,3	14,1

	AR				X	T				Muestra total			
	μ	σ	N	$V_1 - V_2$	n 4	μ	σ	N	$V_1 - V_2$	μ	σ	N	$V_1 - V_2$
1	11,8	0,57	6	10,9 - 12,4	11,1 - 13,0	11,2	0,50	14	10,4 - 12,0	11,1	0,78	79	9,0 - 13,0
2	13,1	0,69	6	12,3 - 14,1	12,3 - 13,3	12,0	0,49	12	11,3 - 13,0	12,6	0,90	80	11,0 - 14,8

TABLA 5.8.—Medidas del segundo incisivo superior de *Ursus spelaeus*

Tercer incisivo superior (fig. 5.10)

Este diente es morfológicamente distinto de los dos que lo preceden en la maxila. En primer lugar hay que citar su gran desarrollo, es un diente de gran tamaño, con una morfología específica, de tipo caniniforme. Puede describirse como una gran cúspide central, muy alta, que está soportada por el resto del diente, ya que la raíz se desarrolla sin ninguna discontinuidad desde la corona. Visto el diente en su cara labial, se observa una única cúspide central aguda, que se dirige hacia abajo y hacia fuera, el esmalte sube más en la parte externa de la cara labial del diente.

Si se observa el diente en su cara oclusal, su perfil puede asimilarse a un triángulo muy irre-

gular suavemente cóncavo, con un lado superior que se dirige fuertemente hacia delante y hacia abajo, lo que reduce la extensión del área con esmalte en esta zona. El borde superior de la cara oclusal del diente muestra, en numerosos casos, un grueso reborde, a veces compuesto por pequeñas cúspulas, que pueden llegar a coalescer con el lóbulo mesial. El lado interno de este triángulo está formado por el lóbulo mesial del diente, que en *Ursus etruscus* y sobre todo en *Ursus arctos* está fuertemente desarrollado, formando una arista continua y de fuerte relieve, separada del lóbulo central por un surco marcado. En el vértice superior del lóbulo central, donde coalesce con el mesial, aparece un marcado escalón. En *Ursus deningeri* y *Ursus spelaeus* este lóbulo está propor-

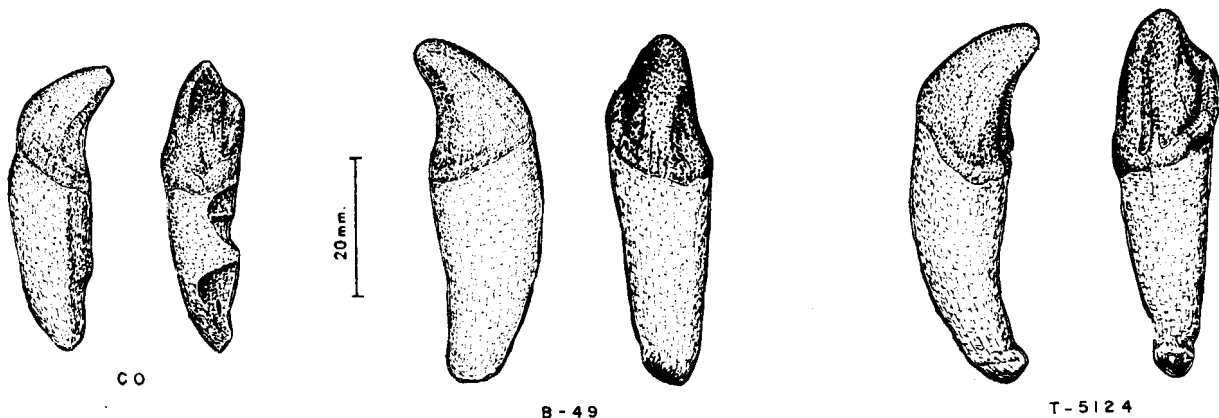


Figura 5.10.—Tercer incisivo superior. CO, *Ursus arctos* (dex.) Cueva de la Corta; B-49, *Ursus deningeri* (sin.) Cueva Mayor; T-5124, *Ursus spelaeus* (dex.) Cueva del Reguerillo.

cionalmente mucho más desarrollado, no se detecta un surco entre él y el lóbulo central, también carece de un vértice claramente definido, coalesciendo suavemente con él.

El lóbulo distal prácticamente no se aprecia, aunque puede asimilarse al lado externo del triángulo que forma la cara oclusal del diente. Consiste en una arista aguda en *Ursus etruscus* y *Ursus arctos*, y suavemente redondeada en *Ursus spelaeus*. En *Ursus deningeri* se han encontrado los dos tipos de morfología, arista aguda y redondeada, y en alguna ocasión alguna cúpula adherida sobre la propia arista.

La distribución del esmalte se ha visto que no es regular, ya que desciende bruscamente en el vértice interno de la cara labial; ocurre de igual manera en el vértice interno de la cara oclusal, dando en su confluencia en la cara interna una «uve» con su vértice dirigido hacia abajo.

La raíz es larga, con apex redondeado, transversalmente deprimida. La cara mesial es plana, con

un suave surco central en todo su recorrido, las caras anterior, posterior y distal de la raíz son marcadamente convexas y sin discontinuidad entre ellas.

Si se compara el aspecto general de los terceros incisivos superiores de las diversas especies, en *Ursus etruscus* y *Ursus arctos* la altura de la cúspide central es proporcionalmente mayor que en *Ursus deningeri* y *Ursus spelaeus*.

Sobre el tercer incisivo superior se midieron los diámetros transversal (1) y anteroposterior (2) de la corona. Los datos de las tablas 5.9 (*Ursus arctos*), 5.10 (*Ursus etruscus*) 5.11 (*Ursus deningeri*) y 5.12 (*Ursus spelaeus*) ponen de manifiesto, en *Ursus spelaeus*, un hiperdesarrollo similar al que se detecta en los caminos, separándose notablemente sus valores medios de los del oso pardo y de *Ursus etruscus* de Val d'Arno. Existe también una notable diferencia métrica entre *Ursus spelaeus* y *Ursus deningeri*, que se colocaría en una posición métricamente intermedia entre *Ursus etruscus* y *Ursus spelaeus*.

	LB	NO	LF	TV	C	D	GV	FU				GF	Muestra total			
	n 1	n 2	n 1	n 2	n 2	n 4	n 2	μ	σ	N	$V_1 - V_2$	n 2	μ	σ	N	$V_1 - V_2$
1	12,0	9,6 - 10,0	8,7	9,2 - 9,3	9,8 - 10,8	10,3 - 12,0	10,5	11,0	1,00	11	8,8 - 12,8	11,0 - 12,4	10,7	1,08	26	8,7 - 12,8
2	11,5		10,0	9,5 - 11,1	10,5 - 11,4	11,6 - 12,4	12,7 - 13,0	11,0	0,90	9	10,2 - 12,6	11,8 - 12,3	11,4	0,98	21	9,5 - 13,0

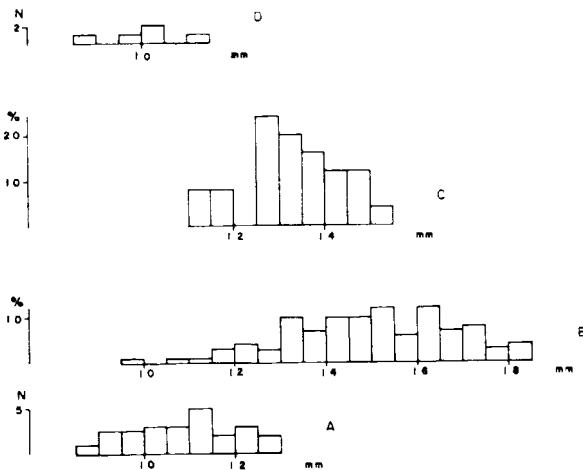
TABLA 5.9.—Medidas del tercer incisivo superior de *Ursus arctos*

	V		
	μ	N	$V_1 - V_2$
1	10,0	5	8,7 - 11,3
2	10,3	5	9,8 - 10,8

TABLA 5.10.—Medidas del tercer incisivo superior de *Ursus etruscus*

	B			
	μ	σ	N	$V_1 - V_2$
1	13,2	1,30	26	11,1 - 14,7
2	12,3	1,56	24	9,2 - 14,7

TABLA 5.11.—Medidas del tercer incisivo superior de *Ursus deningeri*



	LL	S				LZ				TR				K				GZ
		n	μ	σ	N	$V_1 - V_5$	μ	σ	N	$V_1 - V_5$	μ	σ	N	$V_1 - V_5$	μ	σ	N	$V_1 - V_5$
1	14,0	14,8	0,81	5	13,6 - 15,9	12,9	1,27	5	11,9 - 14,7	14,3	1,30	11	12,8 - 15,8	15,2	2,72	63	13,0 - 18,2	10,8 - 13,6
2		14,3	1,31	5	12,8 - 16,3	14,2	0,83	6	13,2 - 15,7	13,6	1,81	11	11,5 - 16,7	15,3	2,05	59	13,0 - 18,5	11,7 - 14,3

	A				AZ		RV		AR				X				T			
	μ	σ	N	$V_1 - V_5$	n	2	n	2	μ	σ	N	$V_1 - V_5$	μ	σ	N	$V_1 - V_5$	μ	σ	N	$V_1 - V_5$
1	16,7	1,04	34	13,8 - 18,2	13,4	13,5	10,1	14,5	14,3	2,19	10	9,7 - 16,9	16,5	1,16	8	15,0 - 18,3	14,7	1,90	52	10,7 - 18,2
2	15,2	1,28	28	13,2 - 17,6	14,1	14,5	11,4	13,4	14,2		6	12,1 - 15,0	15,5	0,96	6	14,0 - 17,2	13,5	1,42	47	10,8 - 17,5

TABLA 5.12.—Medidas del tercer incisivo superior de *Ursus spelaeus*

	Muestra total			
	μ	σ	N	$V_1 - V_5$
1	15,1	1,99	195	9,7 - 18,3
2	14,5	1,73	174	10,6 - 18,5

TABLA 5.12.—Medidas del tercer incisivo superior de *Ursus spelaeus*

Canino superior (fig. 5.12)

Es el diente más poderoso, posee una corona cónica de sección elíptica, que se curva suavemente hacia abajo y hacia delante, haciéndolo mucho más débilmente hacia fuera. La corona se adelgaza progresivamente desde el cuello, para dar lugar a una cúspide suave y redondeada. La cara mesial de la corona es convexa, mientras que la cara distal es cóncava. La cara labial es algo más convexa que la lingual. Existen numerosas crestas irregulares que van desde el cuello al vértice de la corona, en general su número y continuidad son variables. Conviene citar que hay dos que suelen estar siempre presentes: una en el centro de la cara distal y la otra en la unión de la cara medial y la posterior.

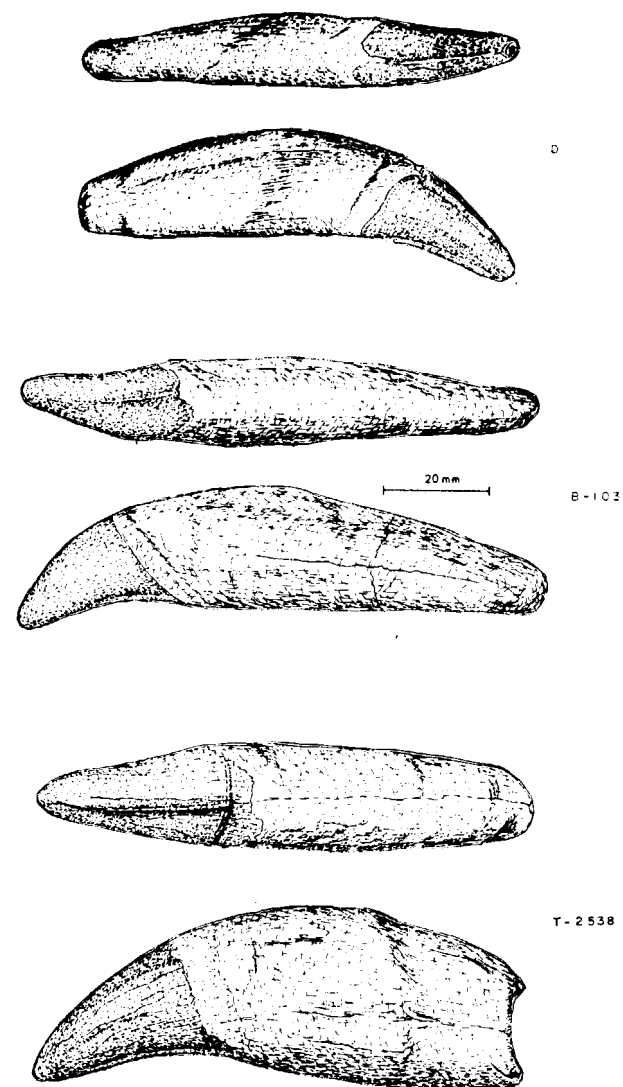


Figura 5.12.—Canino superior. D, *Ursus arctos* hembra (dex.) de la Cueva de Saldarrañao; B-1031, *Ursus deningeri* macho (sin.) de Cueva Mayor; T-2538, *Ursus spelaeus* (sin.) hembra de la Cueva del Reguerillo.

La raíz aparece a continuación de la corona, sin discontinuidad, aunque el esmalte sube más en la cara proximal que en la distal; es enorme, con un agujero apical ovalado, que en muchas ocasiones se cierra. Transversalmente deprimida, la cara lingual es bastante plana, convexa la labial.

Al igual que ocurre en los caninos inferiores, sirven para la determinación del sexo, ya que muestran un marcado dimorfismo sexual, siendo mucho mayores los caninos de los machos que los de las hembras.

Para la realización de los cálculos estadísticos de las medidas tomadas sobre los caninos superiores, se ha tenido que realizar un sexado previo, ya que el dimorfismo es casi total y el valor medio obtenido no representaría la muestra, al estar influenciado por el ratio entre machos y hembras, apareciendo un sesgo proporcional mismo. El histograma correspondiente a *Ursus etruscus* (fig. 5.13) posee dos modas, una en los 14 mm. y

la otra en los 16 mm., estando el corte de la distribución en la clase 15.5 mm. En el histograma correspondiente a *Ursus arctos* hay un claro corte en las clases 16.5-17 mm., con una moda en los 15.5 mm. En *Ursus deningeri*, el dimorfismo es total, hay un claro corte en las clases 16 y 17 mm. (6% de casos indeterminados) y una moda en los 15 mm., mientras que la otra se coloca sobre los 19 mm. En la muestra total de *Ursus spelaeus* (fig. 5.13 B), el corte se coloca sobre las clases correspondientes a los 18 y 19 mm., con una moda correspondiente a hembras, en los 16 mm., mientras que la que corresponde a machos lo hace en la clase de 21 mm., existiendo un 6 por 100 de casos indeterminados.

Las medidas y parámetros estadísticos de ellas derivados aparecen en tabla 5.13 (*Ursus arctos*), tabla 5.14 (*Ursus etruscus*), tabla 5.15 (*Ursus deningeri*) y tabla 5.16 (*Ursus spelaeus*). Se pone claramente de manifiesto la enorme diferencia mé-

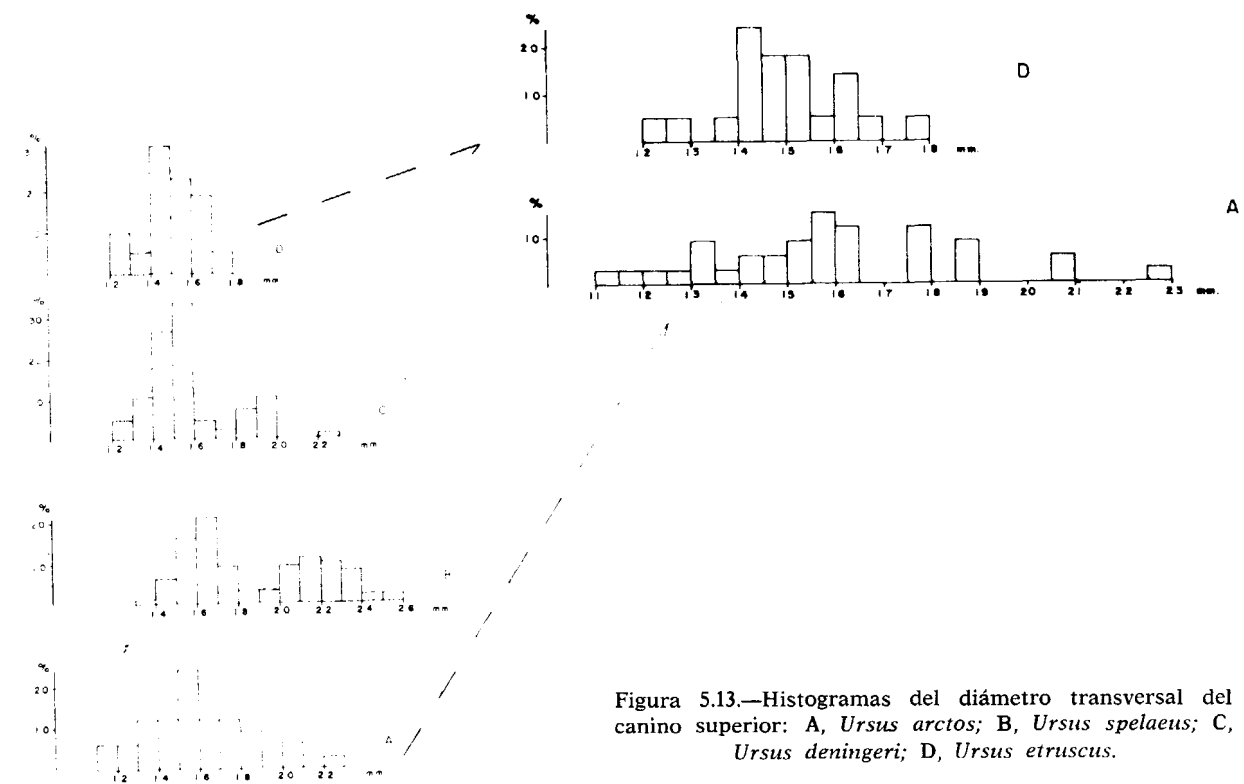


Figura 5.13.—Histogramas del diámetro transversal del canino superior: A, *Ursus arctos*; B, *Ursus spelaeus*; C, *Ursus deningeri*; D, *Ursus etruscus*.

	NO ♀		TV ♀		ST ♀		TR ♂		D ♂		D ♀		P ♂		FU ♂		FU ♀		GF ♂				ML ♀	
	n-1		n-2		n-1		n-2		n-1		n-4		n-4		n-3		n-1		μ	N	V _i -V _s		n-3	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2			1	2	1	2
1	13,1	13,9 - 14,0	12,1	15,7 - 20,7	15,5	11,4 - 14,8	15,0	17,0	16,0	18,4	13,0	17,7	4	17,2 - 18,1	12,7	14,6								
2	18,6	17,8 - 19,9	15,3	- 18,3	20,8	16,7 - 17,9	18,2	22,0	21,8	22,1	14,8	23,6	4	22,8 - 24,5	16,7	16,7								

TABLA 5.13.—Medidas del canino superior de Ursus arctos

	♂ Muestra total				♀ Muestra total			
	μ	σ	N	V _i -V _s	μ	σ	N	V _i -V _s
	1	2	1	2	1	2	1	2
1	16,7	1,55	26	15,5 - 20,7	13,1	1,05	12	12,1 - 14,8
2	20,1	2,81	27	18,2 - 24,5	17,1	1,55	12	14,8 - 19,9

TABLA 5.13.—Medidas del canino superior de Ursus arctos

	v ♂				v ♀			
	μ	σ	N	V _i -V _s	μ	σ	N	V _i -V _s
	1	2	1	2	1	2	1	2
1	15,2	0,96	20	13,2 - 16,8	12,6	0,41	10,9	13,4

TABLA 5.14.—Medidas del canino superior de Ursus etruscus

	B ♂				B ♀			
	μ	σ	N	V _i -V _s	μ	σ	N	V _i -V _s
	1	2	1	2	1	2	1	2
1	18,5	0,73	8	17,8 - 22,0	14,8	0,81	43	12,8 - 16,2
2	24,5	2,49	8	22,0 - 26,2	19,5	1,32	36	17,0 - 22,6

TABLA 5.15.—Medidas del canino superior de Ursus deningeri

	S ♂		S ♀		CA ♂		AM ♀		AT ♀		UR ♂		UR ♀		LZ ♂		LZ ♀		TR ♀	
	n=2		n=2		n=1		n=1		n=1		n=3		n=3		n=3		μ		σ	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
1	20,7	21,3	15,7	16,0	17,0	16,6	14,8	20,5	24,8	14,8	18,5	19,3	21,8	16,6	1,57	10	14,3	18,8	16,1	4
2			22,0	21,5				25,6	25,8			25,3	26,5	21,3	1,52	6	19,4	23,7	17,6	20,3

TABLA 5.16.—Medidas del canino superior de Ursus spelaeus

	TR ♂			K ♂			K ♀				GZ ♀	A ♂				A ♀			
	μ	N	V _i -V _s	μ	N	V _i -V _s	μ	σ	N	V _i -V _s	n=2	μ	σ	N	V _i -V _s	μ	σ	N	V _i -V _s
1	22,1	6	21,5 - 24,2	22,3	4	21,7 - 24,2	18,4	0,93	40	14,6 - 19,8	14,2 - 17,3	22,5	1,34	33	20,0 - 25,0	17,0	1,30	7	16,0 - 19,7
2		2	25,3 - 27,2		2	26,6 - 27,0	20,7	1,10	31	18,5 - 23,4	- 23,5				24,5 - 31,2	22,4			20,4 - 25,4

TABLA 5.16.—Medidas del canino superior de Ursus spelaeus

	Muestra total ♀			
	μ	σ	N	V _i -V _s
	1	2	1	2
1	16,2	1,28	145	13,0 - 19,8
2	20,7	1,65	108	17,0 - 25,7

TABLA 5.16.—Medidas del canino superior de Ursus spelaeus

Se midieron el diámetro anteroposterior (1) y el diámetro transversal (2) de la corona (2), tabla 5.17 y 5.18, apareciendo más largo y más angosto en *Ursus spelaeus*.

	G		GA	
	n=1		n=1	
	1	2	1	2
1	6,2	5,3		
2	4,8	4,2		

TABLA 5.17.—Medidas del primer premolar superior de Ursus arctos

	V	
	n=2	
	1	2
1	3,5 - 5,2	
2	3,1 - 4,0	

TABLA 5.19.—Medidas del segundo premolar superior de Ursus etruscus

	V	
	n=4	
	1	2
1	6,0 - 8,0	
2	3,3 - 4,6	

TABLA 5.18.—Medidas del primer premolar superior de Ursus etruscus

Segundo premolar superior

En *Ursus etruscus* posee una corona diminuta, prácticamente circular, aunque la parte interna del diente, en vez de ser uniformemente convexa, como el resto de la corona, es bastante vertical, apareciendo como una arista redondeada, que recorre longitudinalmente el diente. Posee una raíz única, redondeada, recta y corta, que se afina rápidamente desde la corona.

Sobre este diente se midió el diámetro anteroposterior de la corona (1) y el diámetro transversal de la corona (2), tabla 5.19.

Tercer premolar superior

En *Ursus etruscus* es un diente más pequeño que el primer premolar, pero bastante mayor que el segundo. Dotado de una corona de contorno circular, poco punzante, compuesta por una parte externa regularmente convexa y una interna casi vertical, cuya intersección produce una arista con-

vexa. Posee una raíz bastante robusta, separada por un cuello neto de la corona; se inserta verticalmente en el maxilar.

En *Ursus arctos* suele predominar una morfología similar a la descrita para *Ursus etruscus*, aunque a veces aparecen formas mucho más aplastadas transversalmente y dotadas de un vértice agudo que, en buena parte, los hace morfológicamente similares al primer premolar superior de *Ursus etruscus*. En ocasiones este fenómeno se produce en forma asimétrica, y en una maxila se presenta con perfil redondeado y vértice romo, mientras que en la otra posee un perfil elíptico agudo y un vértice agudo.

En *Ursus spelaeus* sólo puede apreciarse el alvéolo, pequeño y de sección circular. En las raras ocasiones en las que se ha observado, se trata de un diente vestigial, con una corona de perímetro circular y vértice romo, que coincide con

la morfología más habitual, descrita en líneas precedentes.

En *Ursus deningeri* de Cueva Mayor (B) es de tamaño respetable. Oclusalmente presenta un contorno circular. Su mitad externa es convexa, mientras que la interna se dirige hacia arriba y hacia dentro, mostrando una menor verticalidad. Tal y como ocurre en las otras especies, todo el borde lingual de la corona está marcado por un pequeño pero visible reborde redondeado, que baja pronunciadamente en los vértices mesial y distal del diente.

Sobre el tercer premolar se midió el diámetro anteroposterior de la corona (1) y el diámetro transversal de la corona (2), tabla 5.19 (*Ursus arctos*), tabla 5.20 (*Ursus etruscus*), tabla 5.21 (*Ursus deningeri*), y tabla 5.22 (*Ursus spelaeus*), apareciendo algo más ancha en *Ursus spelaeus* y oscilando entre valores similares en las otras tres especies.

	LB	NO		LF	LJ	TV	ST	MN		G	MK	AK	D				Muestra total				
	n = 1	n = 2		n = 1	n = 1	n = 1	n = 1	n = 2		n = 1	n = 1	n = 1	μ	N	$V_1 - V_2$	μ	σ	N	$V_1 - V_2$		
1	5,6	7,6	8,0	8,5	8,5	4,4	6,5	6,7	7,2	6,4	8,7	8,6	6,2	4	5,0	7,2	6,6	1,98	21	4,4	8,7
2	4,6	5,0	5,3	6,2	6,2	5,6	4,8	4,4	4,8	5,5	6,5	4,8	4,9	4	4,2	5,0	5,1	0,63	18	4,4	6,5

TABLA 5.20.—Medidas del tercer premolar superior de *Ursus arctos*

	V			
	μ	σ	N	$V_1 - V_2$
1	6,6	0,83	9	5,2 - 7,8
2	4,7	0,64	8	4,0 - 5,6

TABLA 5.21.—Medidas del tercer premolar superior de *Ursus etruscus*

	K				RV		Muestra total			
	μ	σ	N	$V_i - V_s$	n = 3		μ	σ	N	$V_i - V_s$
1	7,4	1,06	6	5,9 - 9,0	7,8	8,1	7,6	0,95	9	5,9 - 9,0
2	6,3	0,37	6	5,8 - 6,9	6,3	6,7	6,4	0,36	9	5,8 - 6,9

TABLA 5.22.—Medidas del tercer premolar superior de *Ursus spelaeus*

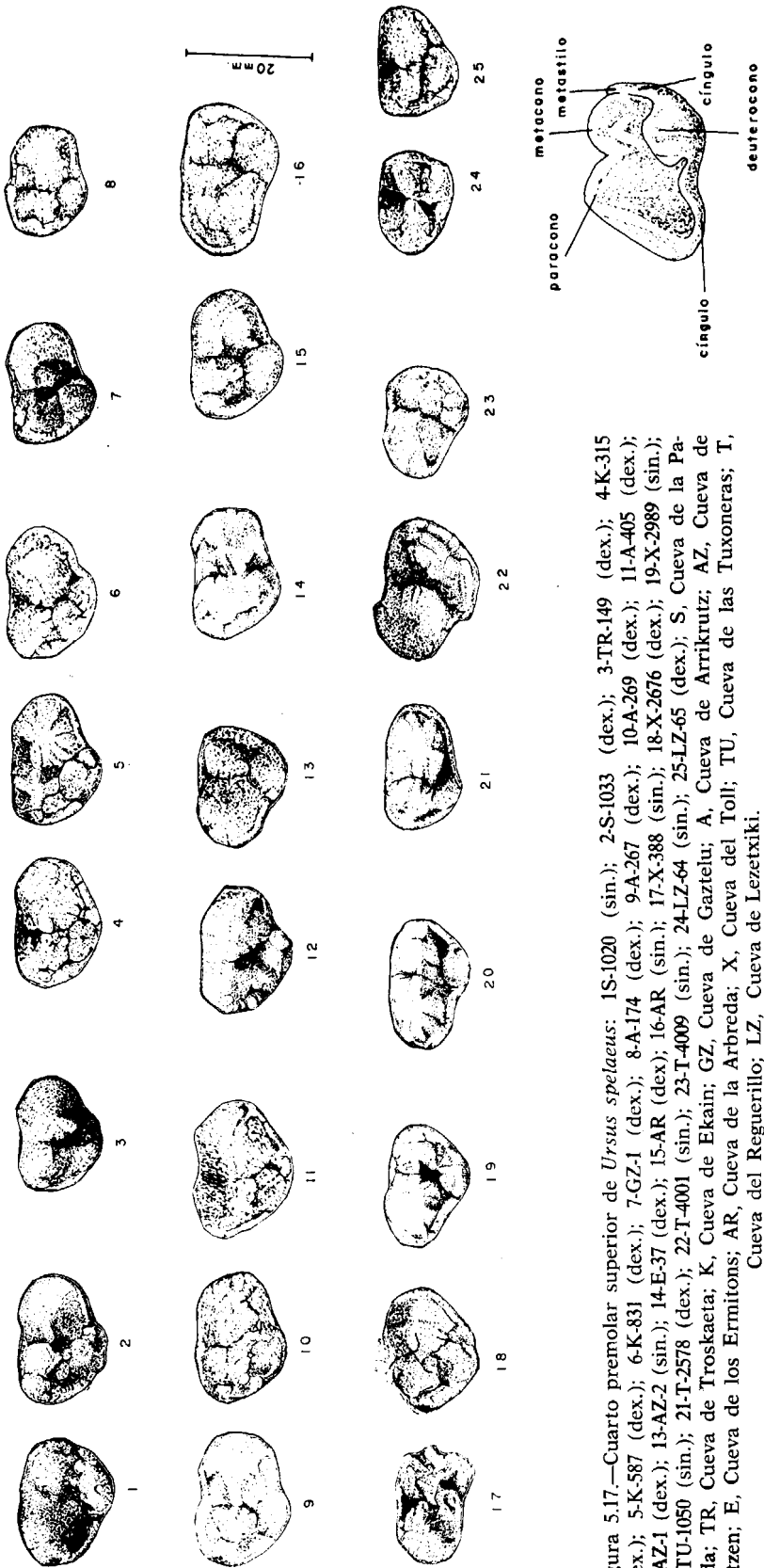


Figura 5.17.—Cuatro premolar superior de *Ursus spelaeus*: 1S-1020 (sin.); 2S-1033 (dex.); 3-TR-149 (dex.); 4-K-315 (dex.); 5-K-587 (dex.); 6-K-831 (dex.); 7-GZ-1 (dex.); 8-A-174 (dex.); 9-A-267 (dex.); 10-A-269 (dex.); 11-A-405 (dex.); 12-AZ-1 (dex.); 13-AZ-2 (sin.); 14-E-37 (dex.); 15-AR (dex.); 16-AR (sin.); 17-X-388 (sin.); 18-X-2676 (dex.); 19-X-2989 (sin.); 20-TU-1050 (sin.); 21-T-2578 (dex.); 22-T-4001 (sin.); 23-T-4009 (sin.); 24-LZ-64 (sin.); 25-LZ-65 (dex.); S, Cueva de la Pareda; TR, Cueva de Troskaeta; K, Cueva de Elkain; GZ, Cueva de Gaztelu; A, Cueva de Arrikruiz; AZ, Cueva de Artzen; TU, Cueva de los Ermitones; AR, Cueva de la Arbreda; X, Cueva del Toli; TU, Cueva de las Tuxoneras; T, Cueva del Reguerillo; LZ, Cueva de Lezetxiki.

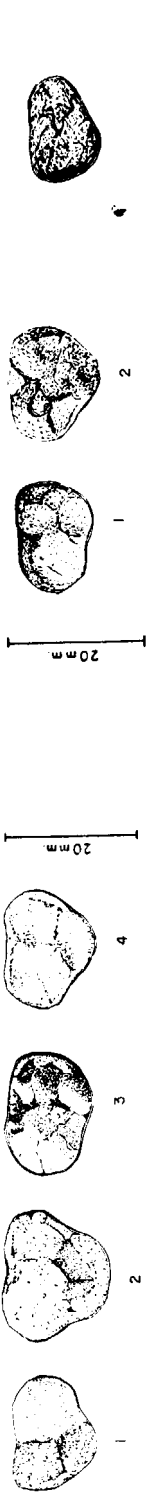


Figura 5.15.—Cuarto premolar superior de *Ursus etruscus* (dex.) de Val d'Arno.

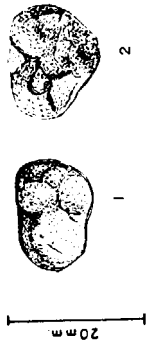


Figura 5.14.—Cuarto premolar superior (sin.) de *Ursus arctos* de Cueva Furninha (FU).

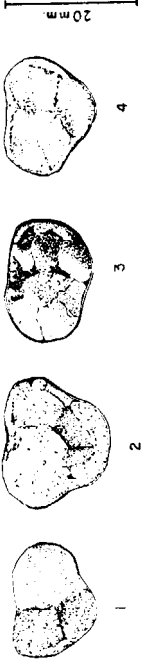


Figura 5.16.—Cuarto premolar superior de *Ursus deningeri* de Cueva Mayor: 1-B-79 (dex.); 2-B-105 (sin.); B-145 (sin.); 4-B-196 (sin.).

sarrollada en altura que las del borde labial: paracono, metacono y deuterococono.

Paracono y metacono están netamente separados por un profundo surco vertical. El deuterococono está separado de las dos ya citadas por un surco longitudinal. Delante del paracono no se sitúa ninguna pequeña cúspula accesoria (parastilo); tras el metacono puede aparecer otra cúspula, el metastilo. Ocasionalmente el deuterococono está desdoblado en dos o más cúspides. Del deuterococono parten dos rebordes de esmalte, que lo unen con el paracono y metacono.

Este premolar muestra dos raíces, una anterior y otra posterior. La anterior, correspondiente al paracono, es cilíndrica, rectilínea hasta el apex, donde se tuerce hacia atrás. La raíz posterior es más robusta: corresponde al metacono y deuterococono, recta y ancha en el cuello, adelgazándose progresivamente hacia abajo. La cara externa es, prácticamente, plana y bastante ancha; la interna es mucho más angosta y convexa; la posterior es plana, a veces con un surco central. El apex de la raíz es redondeado y según los ejemplares se dirige hacia dentro y hacia delante o atrás.

La forma general del diente, visto oclusalmente, viene dada por la mayor o menor alineación de las cúspides externas, paracono y metacono, y por la posición relativa y tamaño de la cúspide interna, deuterococono.

En *Ursus etruscus* de Val d'Arno, las aristas anteriores y posteriores del paracono y metacono, vistas oclusalmente, se colocan de forma que componen una línea recta continua, indicando un carácter cortante. Son cúspides altas y transversalmente muy angostas. El paracono es muy alto y puntiagudo; el metacono, quizás por la falta de metastilo, en vez de una cúspide aguda muestra una fina y aguda cresta que lo recorre longitudinalmente en toda su longitud, descendiendo hasta el vértice postero-externo de la corona; en los siete ejemplares estudiados falta el metastilo. El deuterococono, de pequeñas dimensiones transversales y con un vértice agudo, es siempre único, no está desdoblado. Se sitúa literalmente incrustado en el paracono y metacono, con un surco curvo formado por la intersección de ambas superficies cónicas. Un fino cíngulo une el deuterococono con el paracono y metacono, que también rodea la cara labial del diente. El deuterococono se sitúa, en cinco casos, frente al paracono y metacono y, en dos, frente al surco paracono-metacono y metacono.

En *Ursus arctos*, si se considera una muestra compuesta por todos los ejemplares de los diversos yacimientos estudiados, se inicia la aparición de fórmulas morfológicas más complejas: paracono y metacono son más anchos, transversalmente, aunque su cara interna continúa siendo subvertical. De un total de cincuenta y tres ejemplares estudiados, el metastilo aparece en 19 casos (36%), aunque en forma muy discreta, ya que generalmente es una pequeña cúspula situada hacia la mitad de la altura de la arista posterior del metacono. El deuterococono, más desarrollado transversalmente y más romo que en *Ursus etruscus*, casi siempre se sitúa frente a la mitad posterior del paracono y el metacono, aunque a veces lo hace en posición más retrasada, surco (paracono-metacono)-metacono o sólo frente al metacono; esta morfología se presenta en nueve casos (17%), presentando el diente una aparición más estilizada. Comienzan ya a aparecer formas desdobladas del deuterococono, 10 casos (19%), que vienen a indicar un inicio de desarrollo de tendencias hipocarnívoras. Un ejemplar extremo de la molarización del cuarto premolar de *Ursus arctos* aparece en un ejemplar procedente de C. Furninha (FU), que muestra un deuterococono sobredesarrollado y duplicado, que le da a la corona un contorno prácticamente circular. El cíngulo labial suele estar presente (63%). El que une el deuterococono con las dos cúspides externas está presente en casi todos los casos, a excepción de las piezas procedentes de la C. das Fontainhas (GF). La aparición general de las cúspides es parecida a la que se observa en las de *Ursus etruscus*, ya que las caras linguales del paracono y metacono son muy verticales. Las aristas del paracono y metacono se alinean casi en línea recta, aunque la arista anterior del paracono ya se desvía levemente hacia dentro. El deuterococono no se incrusta tan marcadamente en la cara lingual de las cúspides labiales.

En *Ursus deningeri* el paracono es único. El metacono, en algunos casos (15%) está dotado de un metastilo bien desarrollado y, en cierta manera, mejor independizado, ya que se sitúa cerca de la base del metacono, y posee un tamaño relativo mucho más considerable que el que se observa en *Ursus arctos*. Conviene observar que cuando falta el metastilo, la cresta que constituye la zona cortante del metacono se hace más larga. El deuterococono está desdoblado en un 10 por 100 de los casos. Además, al menos en gran parte de los casos,

deja de estar empotrado en las cúspides externas, existiendo un verdadero surco longitudinal que las separa. El deuterococono conserva, en gran número de los casos, una cúspide muy aguda, pero en otros muestra una cúspide muy roma, especialmente en los casos en que aparece un desdoblamiento. En casi todos los casos, se coloca frente la mitad posterior del paracono y el metacono; sólo en un 4 por 100 de los casos lo hace en posición más retrasada. En todos los ejemplares existe un cíngulo labial de importancia muy variable, a veces con microcúspulas. El fino reborde que existe en el P⁴ de *Ursus arctos* entre deuterococono y el paracono y metacono, es mucho más robusto en *Ursus deningeri*, soliendo ser liso y con su borde libre agudo.

Las caras linguales del paracono y metacono son mucho más oblicuas que en *Ursus arctos*, formando un cono más ancho. Además puede llevar alguna pequeña cúspula adherida. La arista anterior del paracono gira marcadamente hacia dentro, aunque algo menos que en el *Ursus spelaeus*, formando un ángulo oblicuo con la línea recta descrita por la proyección de la rista posterior del paracono y las dos aristas del metacono.

En *Ursus spelaeus* de una manera general puede afirmarse que las cúspides se vuelven mucho más voluminosas, sobre todo en sentido transversal, en vez de una morfología de cono transversalmente deprimido y cortante. Aparecen conos anchos de cúspides muy romas con características triturantes. El deuterococono, que en muchos ejemplares de *Ursus deningeri*, era estrecho y puntiagudo, gana volumen y posee un vértice romo. La arista anterior del paracono gira notablemente hacia dentro, definiendo un ángulo menor con la línea formada por la arista posterior del paracono y las dos aristas del metacono. Un caso terminal de este fenómeno está presente en la figura 12, donde está representado un ejemplar procedente de la Cueva del Toll (X).

En *Ursus spelaeus* el paracono es siempre único. El metacono, en el 77 por 100 de los casos, está seguido por un metastilo bien desarrollado. Con ello esta cúspide pierde esa arista superior cortante y larga, transformándose en una cúspide cónica roma, similar, aunque con menor tamaño, al paracono. El deuterococono separado por un surco, más ancho que en las otras especies, del paracono y metacono, frente a los que se sitúa en la mayoría de las ocasiones; raramente (8%) se

coloca en posición más retrasada. Prácticamente siempre (88%) muestra un cíngulo en el lado labial del diente, que casi siempre lo recorre en su totalidad, aunque donde alcanza mayor desarrollo, mostrando incluso alguna pequeña cúspula, es en el surco que separa paracono y metacono. El reborde que une el deuterococono con el paracono y metacono está siempre presente, más alto y ancho que en cualquier otra especie. Además, sobre todo en piezas dentarias de gran tamaño, suele estar enfatizado por la existencia de una serie de pequeñas cúspulas que se desarrollan sobre él, que, cuando existen, suelen aparecer con mayor frecuencia entre el deuterococono y metacono.

Sobre el cuarto premolar superior se tomaron las siguientes medidas: 1) longitud absoluta; 2) anchura absoluta; 3) altura del paracono; 4) altura del metacono; 5) altura del deuterococono; 6) sobre fotografía se calculó en grados sexagesimales el ángulo paracono metacono-paracono deuterococono; 7) distancia entre los vértices del paracono y metacono. Además, se calcularon los índices siguientes: 8) relación porcentual de la anchura absoluta respecto la longitud (2/1%); 9) relación porcentual de la altura del paracono respecto la longitud (3/1 por 100); 10) relación porcentual de la altura del metacono respecto la longitud (4/1%), y 11) relación porcentual de la altura del deuterococono respecto la longitud (5/1%).

Los histogramas de la longitud (1) del P⁴ (figura 5.18) reflejan claramente la evolución ascendente de su tamaño desde *Ursus etruscus* hasta *Ursus spelaeus*. Aunque las modas de *Ursus etruscus* y de *Ursus deningeri* coinciden (16 mm.), es claro que en *Ursus deningeri* las clases, de mayor tamaño que la moda, están representadas con frecuencias mucho más elevadas que en *Ursus etruscus*. En *Ursus spelaeus* la moda (20 mm.) se destaca netamente de la de las otras dos especies. La moda de la longitud del P⁴ en *Ursus arctos* (15 milímetros), es más baja a la que se detecta en *Ursus deningeri*; aunque existe una mejor representación de los valores correspondientes a clases de mayor tamaño que la moda. Entre *Ursus deningeri* y *Ursus spelaeus* existe un solapamiento importante, 59 por 100, que se hace total entre *Ursus etruscus* y *Ursus deningeri*. También es total entre *Ursus etruscus* y *Ursus arctos*.

En los histogramas de la anchura (2) del P⁴ (figura 5.19), también existe una clara evolución mé-

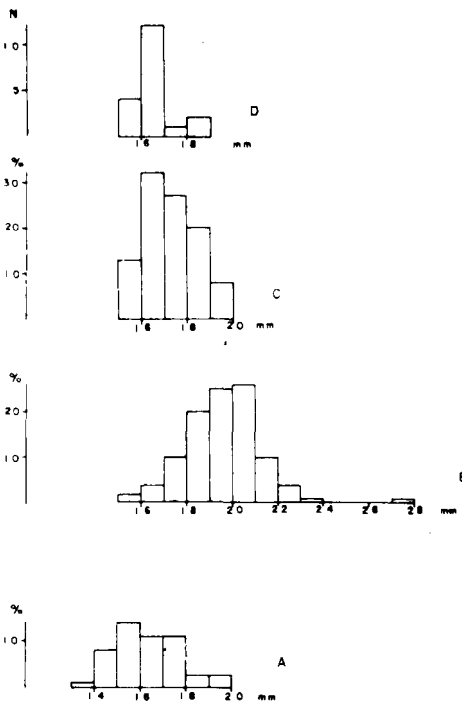


Figura 5.18.—Histogramas de la longitud del cuarto pre-molar superior (1). A, *Ursus arctos*; B, *Ursus spelaeus*; C, *Ursus deningeri*; D, *Ursus etruscus*.

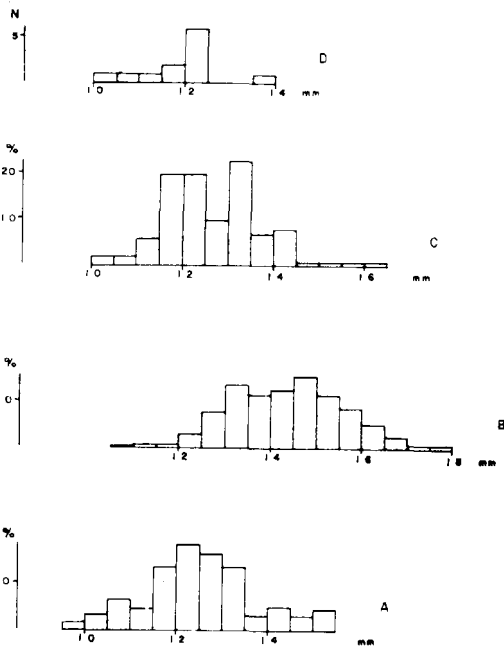


Figura 5.19.—Histogramas de la anchura máxima del cuar-to premolar superior. A, *Ursus arctos*; B, *Ursus spelaeus*; C, *Ursus deningeri*; D, *Ursus etruscus*.

trica creciente entre *Ursus etruscus*-*Ursus denin-geri*-*Ursus spelaeus*; aunque las diferencias se ha-cen más marcadas entre *Ursus etruscus*, moda 12 milímetros, y *Ursus deningeri*, moda 13 mm., que entre este último y *Ursus spelaeus*, moda 14 mm. El solapamiento entre las distribuciones de *Ursus deningeri* y *Ursus spelaeus* es más importante que el que se detectó en las longitudes (95%), y toda la muestra de *Ursus etruscus* queda comprendida dentro del recorrido de la distribución de anchuras del P⁴ de *Ursus deningeri*. La distribución de *Ursus arctos* muestra una moda neta, correspon-diente a la clase de 12 mm., idéntica a la de *Ursus etruscus*; su solapamiento con la distribución co-rrespondiente a *Ursus spelaeus* es casi total (95 por 100).

Los histogramas de la altura del paracono (3) (fig. 5.20) muestran que en el de *Ursus deningeri* existe una moda muy clara, correspondiente a la

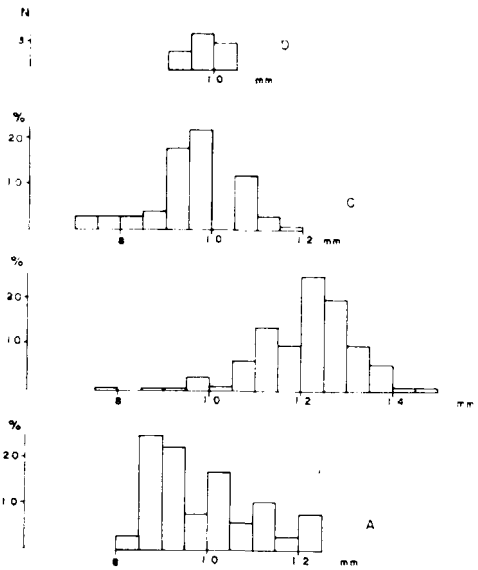


Figura 5.20.—Histogramas de la altura del paracono del cuarto premolar superior (3). A, *Ursus arctos*; B, *Ursus spelaeus*; C, *Ursus deningeri*; D, *Ursus etruscus*.

clase de 9.5 mm. Pero se observa que no existe ningún valor correspondiente a la clase de 10 mm., mientras que la siguiente, 10.5 mm., posee una re-presentación aceptable (12%), siendo el tamaño de la muestra, n=60, lo bastante grande como para que no se justifique por el deficiente tamaño de

muestra. En *Ursus spelaeus* existe una moda muy clara correspondiéndose con la clase de 12 mm., apareciendo una segunda moda en la clase de los 11 mm., y una representación baja correspondien-te a la clase de 11.5 mm. Entre *Ursus deningeri* y *Ursus spelaeus* existe un solapamiento, bastante menor que el detectado en los histogramas de la altura y de la anchura (37%). El histograma de *Ursus arctos* muestra una marcada polimodalidad, que puede explicarse por el tamaño de la muestra; de una manera netamente artificial podría pensar-se en la representación de dos colectivos mal se-parados. La distribución de *Ursus arctos* se sola-pa, casi en su totalidad, con la correspondiente a la de *Ursus etruscus*, aunque existe un 8 por 100 de casos que superan el valor máximo de su re-corrido. El histograma de *Ursus etruscus* no po-see significación, dado lo reducido del número de valores representados, valga sólo la observación de los discretos valores de esta medida.

Los datos referentes a las medidas e índices del P⁴, y los parámetros estadísticos obtenidos de ellos, para las diferentes especies y distintos yaci-mientos, aparecen reflejados en: Tabla 5.23 (*Ursus arctos*), tabla 5.24 (*Ursus etruscus*), tabla 5.25 (*Ursus deningeri*), y tabla 5.26 (*Ursus spelaeus*). Para visualizar las diferencias existentes entre los valo-res medios de medidas e índices se ha recurrido al empleo de una representación semilogarítmica (fig. 5.21), tomando como referencia los valores ob-tenidos para las medidas del P⁴ del oso de las ca-vernias. Se deduce claramente que su P⁴ es neta-mente más largo que los de las otras tres espe-cies, de las que la que posee un P⁴ de menor lon-gitud es *Ursus etruscus*; aunque el de *Ursus arctos* difiere poco. Es algo mayor el de *Ursus deningeri*,

pero la diferencia métrica es mucho más notable entre el P⁴ de *Ursus spelaeus* y el de *Ursus denin-geri*, que entre este último y *Ursus etruscus*. En las diferencias entre las anchuras (2) se observa un interesante fenómeno: a pesar de que los valo-res medios resultantes indican que, en términos absolutos, el P⁴ de *Ursus spelaeus* es claramente más ancho que los de *Ursus deningeri*, *Ursus arc-tos* y *Ursus etruscus*, estas diferencias se atenúan, respecto a las dos primeras especies. La altura media del paracono (3) de *Ursus spelaeus* es mayor que las de *Ursus deningeri*, *Ursus arctos* y *Ursus etruscus*, siendo pequeñas las diferencias existen-

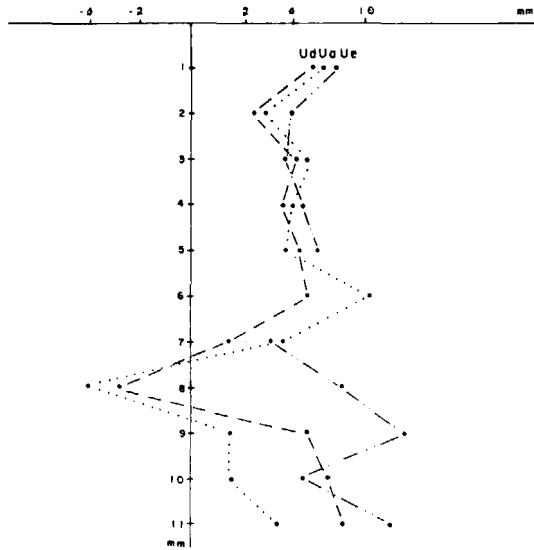


Figura 5.21.—Representación semilogarítmica de las dife-rencias existentes entre los valores medios de medidas e índices del cuarto premolar superior.

	LB	NO	LF	TV	ST	MN				GR	GA	GB	G	TR			
	n 2	n 2	n 2	n 2	n 1	μ	σ	N	$V_1 - V_2$	n 1	n 1	n 1	n 2	μ	σ	N	$V_1 - V_2$
1	18.6 - 18.7	15.3 - 15.3	15.6 - 15.7	15.7 - 15.9	14.8	15.2	1.30	5	13.1 - 16.3	16.0	15.0	14.3	14.4 - 15.6	13.2	1.18	3	16.3 - 19.8
2	14.2 - 13.8	12.0 - 12.2	12.1 - 12.1	12.8 - 12.9	12.6	11.6	1.10	5	9.7 - 12.6	12.0	11.7	11.6	11.8 - 14.5			5	12.5 - 15.3
3			9.0 - 9.0	10.9 - 11.0	8.8	9.0		4	8.5 - 9.4	8.8						3	9.2 - 12.0
4			6.6 - 7.7	8.0 - 7.8	7.0			3	6.0 - 7.9	7.5						1	7.7 - 8.2
5			6.7 - 7.0	6.3 - 6.7	5.6	5.7		4	4.4 - 6.7	8.0		5.8				3	4.8 - 6.1
6			56.0 - 57.0		55.0			1	50.0 - 50.0	51.0		47.0				3	32.0 - 50.0
7			5.5 - 5.3	5.8 - 7.0				3	5.0 - 7.0	5.3						3	6.0 - 6.1
8	74.0 - 77.0	78.0 - 80.0	78.0 - 77.0	82.0 - 81.0	85.0	76.0	1.64	5	75.0 - 78.0	75.0	78.0	81.0	82.0 - 93.0			3	77.0 - 80.0
9			58.0 - 57.0	69.0 - 69.0	59.0			3	59.0 - 65.0	55.0						3	46.0 - 74.0
10			42.0 - 49.0	51.0 - 49.0	47.0			3	46.0 - 53.0	47.0						3	39.0 - 50.0
11			43.0 - 45.0	40.0 - 42.0	38.0			3	28.0 - 42.0	50.0		41.0				1	34.0

TABLA 5.23.—Medidas e índices del cuarto premolar superior de *Ursus arctos*

	AK		MK		UK		BA		UL		TU		ER		D				P		GU		FU				GF	
	n 2	n 1	n 1	n 1	n 2	n 1	n 1	n 1	n 1	n 1	n 1	n 1	n 1	n 1	μ	σ	N	V ₁ - V ₅	n 1	n 1	μ	σ	N	V ₁ - V ₅	n 2	n 2	n 2	n 2
1	14.0	14.5	17.2	14.5	15.0 - 15.3	14.2	17.0						12.2		16.4	0.81	10	14.6 - 17.3	15.8	17.0	17.6	0.72	5	16.8 - 18.6	19.5	19.5		
2	10.2	11.8	14.0	10.8	10.9 - 11.0	10.5	10.2								13.0	0.91	10	11.5 - 14.7	12.9	13.2	13.4	1.40	5	12.0 - 15.4	13.2	13.5		
3	9.2	10.5	12.4		9.6 - 9.3	8.3	11.6								9.4	1.04	6	8.5 - 11.1					2	8.7 - 9.0				
4	6.7	7.5	8.0		6.4 - 7.2	6.1	8.9								7.6	0.29	4	7.3 - 8.0		8.8	7.8		4	6.0 - 9.0				
5	6.4	7.0	8.2		6.0 - 6.0	5.7	5.2										3	6.0 - 7.5	6.5	6.7	6.8		4	6.2 - 7.9				
6	57.0		85.0		49.0 - 48.0	53.0	32.0										3	47.0 - 49.0					1	47.0				
7	5.8	5.9	5.2		5.8 - 5.5	5.6	6.6								6.7	0.55	4	6.2 - 7.3					1	5.0				
8	73.0	81.0	81.0	74.0	73.0 - 72.0	74.0	60.0								79.0		10	75.0 - 85.0	82.0	78.0	78.6	6.07	5	71.0 - 87.0	68.0	69.0		
9	66.0	72.0	72.0		64.0 - 61.0	58.0	68.0								58.0		6	50.0 - 70.0					2	51.0 - 54.0				
10	48.0	52.0	47.0		43.0 - 47.0	43.0	52.0								50.0		4	43.0 - 52.0		52.0	44.5		4	36.0 - 51.0				
11	46.0	48.0	48.0		40.0 - 39.0	40.0	31.0								43.0		4	37.0 - 47.0	41.0	39.0	38.3		4	36.0 - 42.0				

TABLA 5.23.—Medidas e índices del cuarto premolar superior de *Ursus arctos*

	Muestra total			
	μ	σ	N	V ₁ - V ₅
1	16.0	1.68	49	13.1 - 19.8
2	12.4	1.42	52	9.7 - 15.4
3	9.8	1.26	28	8.3 - 12.0
4	7.5	0.87	27	6.0 - 9.0
5	6.4	0.94	28	4.4 - 8.0
6	49.0	8.11	19	30.0 - 65.0
7	5.9	0.68	23	5.2 - 7.3
8	77.0		49	60.0 - 93.0
9	62.0		27	46.0 - 74.0
10	47.0		28	36.9 - 53.0
11	40.0		28	28.0 - 50.0

TABLA 5.23.—Medidas e índices del cuarto premolar superior de *Ursus arctos*

	V			
	μ	σ	N	V ₁ - V ₅
1	16.4	0.88	19	15.2 - 18.6
2	11.9	0.85	12	10.3 - 13.7
3	9.7	0.35	9	9.2 - 10.2
4	7.2	0.34	10	6.7 - 7.7
5	5.2	0.84	6	3.6 - 6.2
6				
7	6.0	0.50	6	5.2 - 6.8
8	73.0		12	67.0 - 79.0
9	60.0		9	55.0 - 66.0
10	45.0		10	41.0 - 47.0
11	37.0		6	22.0 - 40.0

TABLA 5.24.—Medidas e índices del cuarto premolar superior de *Ursus etruscus*

	LZ		B			
	n=1	n=1	μ	σ	N	V ₁ - V ₅
1	19.6	17.2	1.11	98	15.0	19.5
2	14.1	12.7	1.13	96	10.5	15.2
3	11.0	9.8	0.76	59	7.4	11.8
4	9.1	7.7	0.93	67	5.6	8.9
5	7.5	6.2	0.71	54	4.0	7.7
6	43.0	52.1	6.80	47	40.0	72.0
7	7.4	7.0	0.56	57	6.0	8.0
8	71.0	74.0		96	68.0	85.0
9	56.0	56.0		59	45.0	62.0
10	46.0	44.0		66	36.0	51.0
11	38.0	36.0		53	29.0	43.0

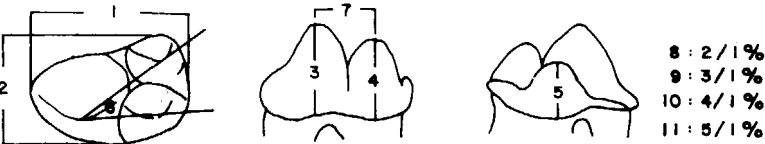


TABLA 5.25.—Medidas e índices del cuarto premolar superior de *Ursus spelaeus*

tes entre estas tres especies. Ocurre un fenómeno similar en la altura del metacono (4), pero es algo más alto en *Ursus deningeri* que en *Ursus arctos*, siendo más bajo, siempre en términos absolutos, en *Ursus etruscus*. El deuterococono, en *Ursus spelaeus*, muestra una altura media (5), marcadamen-

te mayor que la que se ha medido en los P⁴ de las otras tres especies; los valores medios obtenidos para *Ursus deningeri* y para *Ursus arctos* difieren poco, siendo notablemente más bajo el deuterococono del P⁴ de *Ursus etruscus*. Otro tanto puede decirse sobre el valor medio del ángulo para-

	LL		S				BN		CN	PN	UR	LZ				TR				K						
	n-1	μ	σ	N	V _i - V _s	n-2	n-1	n-1	n-1	μ	σ	N	V _i - V _s	μ	σ	N	V _i - V _s	μ	σ	N	V _i - V _s					
1	23.0	20.4	0.97	12	19.1	27.6	19.3	21.3	18.3	21.0	19.3	17.1	1.36	6	15.3	18.1	19.3	2.20	13	18.4	21.4	21.3	1.39	120	18.2	23.5
2	20.0	14.7	0.75	12	13.3	16.5	14.3	16.3	16.4	13.5	13.7	12.8	1.35	6	10.4	14.4	13.4	1.47	13	13.3	15.0	15.0	1.15	110	12.2	17.7
3		12.1	0.95	11	10.7	13.7	12.4	13.0		11.8	10.6	9.8	1.04	6	7.7	10.6	11.3	0.99	9	10.7	12.2	12.2	0.91	107	10.2	14.5
4		10.3	0.49	11	9.5	11.0	11.1	10.6		9.8	8.3	7.8	1.02	6	6.0	8.7	8.6	0.61	9	8.4	9.6	10.0	0.77	110	8.5	11.6
5		8.9	0.79	8	8.0	10.7	10.0	9.5		6.7	8.0	7.0	0.92	6	5.3	8.3	7.7	1.22	7	7.4	8.5	9.2	0.70	99	7.7	10.9
6	43.0	4.74	8.57	7	35.0	60.0					54.0	53.9	5.07	6	49.0	60.0	45.4	6.15	9	41.0	54.0	49.0	8.29	98	36.0	77.0
7		8.0	0.26	8	7.6	8.4	7.7	8.6		8.4	7.5	6.1	0.75	6	5.0	6.3	7.8	0.88	9	7.3	8.6	8.2	0.87	104	6.3	10.2
8	71.0	77.0		12	66.0	78.0	74.0	77.0	90.0	64.0	71.0	74.0		6	68.0	80.0	72.0		11	71.0	74.0	70.0		110	65.0	76.0
9		59.0		11	55.0	63.0	64.0	61.0		56.0	55.0	57.0		6	50.0	60.0	59.0		9	57.0	61.0	57.0		107	48.0	63.0
10		50.0		11	47.0	52.0	58.0	50.0		47.0	43.0	45.0		6	39.0	50.0	45.0		9	40.0	49.0	47.0		110	42.0	61.0
11		43.0		8	36.0	53.0	52.0	45.0		32.0	41.0	44.0		6	35.0	51.0	43.0		7	41.0	45.0	43.0		99	37.0	54.0

	KS		GZ		A				JZ				AI		ER		AR				X				TU	
	n=2	n=1	μ	σ	N	V ₁ - V ₅	μ	σ	N	V ₁ - V ₅	n=1	n=2	μ	σ	N	V ₁ - V ₅	μ	σ	N	V ₁ - V ₅	μ	σ	N	V ₁ - V ₅	n=1	
1	17.1	20.2	10.9	20.4	1.50	49	17.5	21.6	21.0	4	20.0	21.4	16.2	21.0	21.1	1.96	6	18.7	24.7	20.8	1.83	38	17.1	23.8	20.7	
2	12.3	14.6	13.8	14.1	1.06	49	11.7	16.3	15.1	4	14.8	16.3	11.2	13.4	12.2	1.44	1.36	6	12.1	15.8	13.8	1.14	38	11.3	16.0	13.0
3	9.4	12.2	11.6	12.6	1.13	14	10.2	14.5	11.9	4	10.9	12.8	10.0	12.7		12.8	0.87	5	11.9	14.0	12.3	1.01	29	8.5	14.5	11.5
4	7.5	9.1	9.3	10.0	1.32	19	8.8	13.6	10.2	4	9.6	10.6	6.5	10.3		10.5	0.54	5	9.8	11.3	9.8	0.83	31	7.0	11.5	9.7
5	6.2	7.2	7.7	8.4	1.26	14	7.2	12.3	8.6	4	7.9	9.2	5.0	7.9		9.0	1.07	5	7.5	10.0	7.9	1.00	27	5.6	9.5	7.5
6			51.0	45.7	6.56	30	36.0	80.0	52.0	4	47.0	58.0	53.0	48.0		43.0	4.30	5	36.0	47.0	48.0	6.20	23	40.0	61.0	43.0
7	6.1	7.1	7.4	7.9	0.35	16	6.5	8.8	8.1	4	7.5	8.7	6.1	7.8		8.4	0.82	5	7.2	9.3	7.7	1.01	29	5.5	8.3	6.8
8	70.0	73.0	69.0	69.0		48	61.0	79.0	72.0	4	69.0	76.0	69.0	64.0		68.0		6	64.0	72.0	68.0		38	63.0	78.0	63.0
9	55.0	60.0	58.0	63.0		14	58.0	71.0	57.0	4	51.0	62.0	62.0	60.0		60.0		5	57.0	64.0	60.0		29	49.0	68.0	56.0
10	44.0	45.0	47.0	50.0		19	43.0	54.0	48.0	4	45.0	53.0	49.0	49.0		49.0		5	46.0	52.0	48.0		31	34.0	53.0	47.0
11	35.0	36.0	39.0	43.0		14	34.0	45.0	41.0	4	37.0	44.0	32.0	38.0		42.0		5	39.0	47.0	41.0		27	36.0	45.0	36.0

TABLA 5.26.—Medidas e índices del cuarto premolar superior de *Ursus spelaeus*

	CC		T				Muestra total				
	n = 2		μ	σ	N	V_i	V_s	μ	σ	N	$V_i - V_s$
1	20.4	20.6	19.5	1.49	58	14.2	23.1	20.5	1.51	318	15.3 - 24.7
2	13.6	14.3	13.6	1.08	59	11.6	17.5	14.3	1.12	310	10.4 - 20.0
3			12.3	1.05	40	11.3	13.7	12.2	0.97	231	7.7 - 14.5
4			9.7	0.78	39	7.0	10.8	9.6	0.81	242	6.0 - 13.6
5			7.7	0.86	39	5.7	10.5	8.5	0.94	217	5.3 - 12.3
6	51.0	51.0	53.2	6.54	39	34.0	65.0	49.0	7.52	229	34.0 - 77.0
7			7.7	1.10	39	5.7	9.4	8.1	0.84	228	5.0 - 10.2
8	67.0	69.0	70.0		57	64.0	92.0	70.0		304	61.0 - 92.0
9			62.0		40	55.0	68.0	59.0		283	48.0 - 71.0
10			50.0		39	44.0	56.0	48.0		244	34.0 - 61.0
11			39.0		39	31.0	49.0	41.0		219	32.0 - 53.0

en *Ursus deningeri* y, sobre todo, en *Ursus arctos* que en *Ursus spelaeus*, lo que indica que la anchura relativa de esta pieza es mayor en *Ursus deningeri* y en *Ursus arctos*. El aumento de la anchura de esta pieza en *Ursus spelaeus* no ha llegado a igualar su aumento en longitud, por lo que este diente resulta transversalmente más esbelto que en *Ursus arctos* y *Ursus deningeri*. Por el contrario, el P⁴ de *Ursus etruscus* es relativamente más estrecho que el del oso de las cavernas.

Los restantes índices (9, 10 y 11), relaciones porcentuales de las alturas del paracono, metacono y deutocono respecto a la longitud, son claramente inferiores a los índices medios calculados para el P⁴ del oso de las cavernas. Aunque estas diferencias se hacen mínimas entre *Ursus arctos* y los de *Ursus spelaeus*. En especial en lo que concierne a las alturas de paracono y metacono. El P⁴ de *Ursus etruscus* es el que posee cúspides más bajas, siempre en relación a la longitud del diente. El P⁴ de *Ursus deningeri* se sitúa en una posición intermedia.

Para completar estas observaciones, se ha recurrido al empleo de algunas representaciones biva-riadas con las correspondientes líneas de regresión. Una de las más evidentes es la anchura (2) en función de la longitud (1) (fig. 5.22). Entre estas dos variables, la correlación existente puede ca-

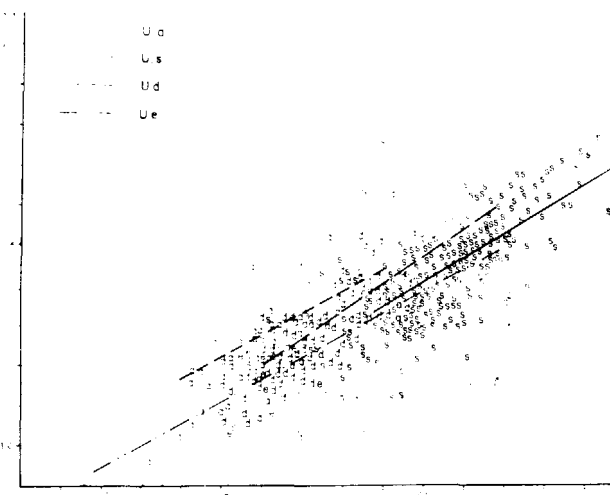


Figura 5.22.—Cuarto premolar superior: representación biva-riada de la anchura (2) en función de la longitud. e, *Ursus etruscus*; a, *Ursus arctos*; d, *Ursus deningeri*; s, *Ursus spelaeus*.

lificarse de discreta: (.74) para *Ursus spelaeus*; (.69) para *Ursus deningeri*; (.62) para *Ursus arctos* y (.59) para *Ursus etruscus*, todas ellas significativas. La representación de los puntos de pares de estas medidas y sus líneas de regresión, produce una cierta sorpresa, ya que claramente se observa que la línea de regresión de *Ursus arctos* se coloca por encima de las de las restantes especies. Es decir, que pese a que el oso pardo conserva caracteres de la dentición, netamente más carnívoros que los del oso de las cavernas, su cuarto premolar superior posee un carácter hipocarnívoro (aumento de la anchura) más desarrollado que en el oso de las cavernas. Este fenómeno se repite también para *Ursus deningeri*, cuya línea de regresión se coloca netamente entre las correspondientes a *Ursus arctos* y *Ursus spelaeus*. La de *Ursus etruscus* es la que se coloca debajo de todas, indicando, con las limitaciones que impone el valor de su coeficiente de regresión, que es un diente relativamente más esbelto que en las restantes especies. Las nubes de puntos indican una notable separación entre las agrupaciones correspondientes a *Ursus spelaeus* y a *Ursus deningeri*; este último se separa bastante bien de *Ursus arctos*.

En la figura 5.23 aparece la representación biva-riada de la altura del paracono (3) y la longitud absoluta (1). Entre estas variables la correlación

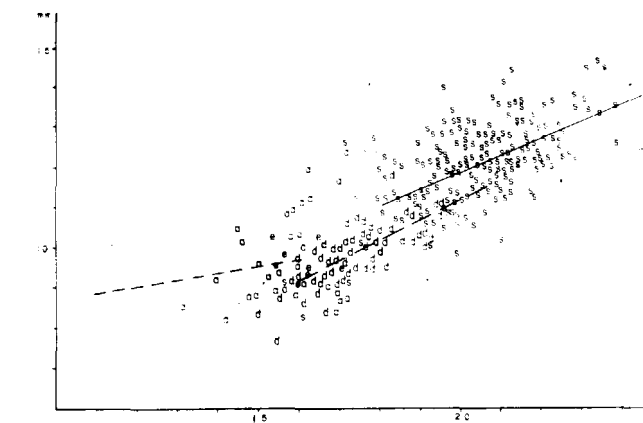


Figura 5.23.—Cuarto premolar superior: representación biva-riada de la altura del paracono (3) en función de la longitud (1). e, *Ursus etruscus*; a, *Ursus arctos*; d, *Ursus deningeri*; s, *Ursus spelaeus*.

es discreta en *Ursus spelaeus* (.61), y algo más alta en *Ursus deningeri* (.71), siendo muy baja en *Ursus arctos* (.22). En la figura 5.23 se aprecia cómo en *Ursus spelaeus* se alcanzan los mayores alturas del paracono, en relación a la longitud absoluta del diente. En *Ursus deningeri* la altura relativa del paracono es menor, la separación entre las nubes de puntos de estas dos especies es bastante neta. Los puntos correspondientes a *Ursus arctos* muestran una gran dispersión y se entremezclan los pocos puntos representativos de *Ursus etruscus*.

Se pasará a continuación a tratar las distintas medidas del P⁴ de *Ursus spelaeus*, agrupados por yacimientos.

En los histogramas de la longitud absoluta (1) (fig. 5.24) se observa un desplazamiento de la moda de las longitudes del P⁴, desde los yacimientos del Reguerillo (2) y el Toll (X) —moda 19 mm.— hasta los de Ekain (K) y Arrikutz (A), en los que está en la clase de 21 mm. En el yacimiento de Arrikutz (A), las frecuencias de los valores inferiores a la moda son más altas que las que se detectan en Ekain, lo que influirá en el valor medio de esta medida. También se observa un claro desplazamiento del histograma correspondiente a la Cueva del Reguerillo (T) respecto al de la Cueva de Ekain (K). Los histogramas de los yacimientos de La Pasada (S), Troskaeta (TR) y Lezetxiki (LZ) son poco indicativos, dado lo reducido de la muestra, aunque en Lezetxiki los valores tienden a concentrarse en los inferiores del recorrido normal en otros yacimientos. En general esto se repite para las restantes medidas, cuyos histogramas no se incluyen.

Si a continuación se comparan los valores medios de medidas e índices de los P⁴, de los distintos yacimientos de oso de las cavernas, tomando como referencia los valores de la Cueva de Ekain (K), resulta que en todos los yacimientos el P⁴ resulta ser netamente más corto que el de Ekain, siendo significativas (tabla 5.27) sus diferencias con los valores medios de los yacimientos de Arrikutz (A), Cueva del Reguerillo (T) y Cueva

de El Toll (X). En los valores medios de la altura del paracono (3) se detecta idéntico fenómeno: todos, a excepción del P⁴ de la Cueva del Reguerillo (T) que posee un paracono de altura media algo mayor, son algo más bajos que el de Ekain,

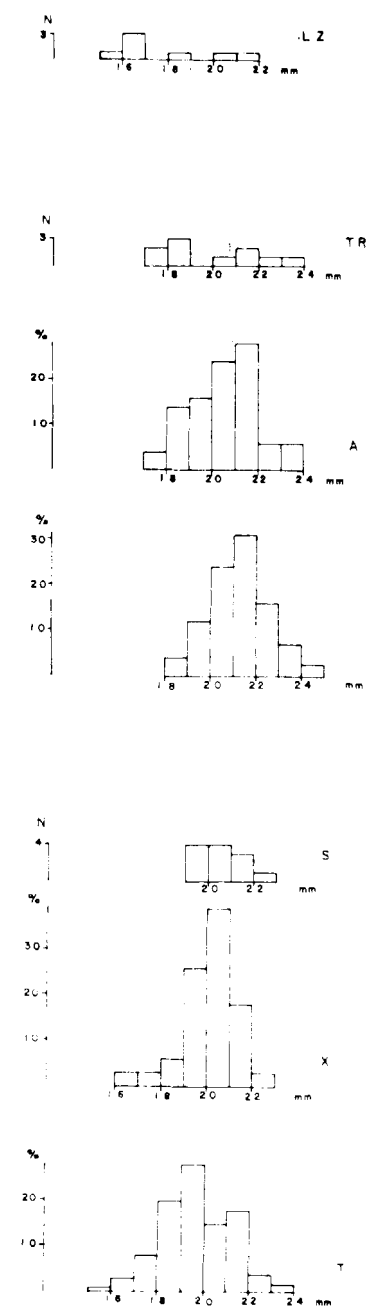


Figura 5.24.—Histogramas de la longitud del cuarto premolar superior de *Ursus spelaeus*.

de El Toll (X). En los valores medios de la altura del paracono (3) se detecta idéntico fenómeno: todos, a excepción del P⁴ de la Cueva del Reguerillo (T) que posee un paracono de altura media algo mayor, son algo más bajos que el de Ekain,

P ⁴		1	2	3	4	5	6	7
LZ	<		<	<	<			
TR				<	<			
A	<	<			<			
S	<							
X	<	<			<			
T	<	<			<	<	<	

Tabla 5.27.—Significación de diferencias entre valores medios de medidas del cuarto premolar de *Ursus spelaeus*, según yacimientos.

pero esta diferencia no posee significación estadística (tabla 5.27) excepto el de la Cueva de Lezetxiki (LZ), que posee una altura media del paracono, que se distancia significativamente de la de Ekain (niv. .01). Idéntico fenómeno se aprecia en la altura media del metacono (4), que sólo es significativamente más bajo en el P⁴ de Lezetxiki (LZ).

Las alturas medias del deuterococono (5) son menores que las del yacimiento de referencia (K), siendo significativas (niv. .01) para los yacimientos de: Lezetxiki (LZ), Reguerillo (T), Cueva del Toll (X) y Cueva de Troskaeta (TR). El deuterococono de los P⁴ de la Cueva de Ekain es desusadamente alto, siendo más parecidas las dimensiones medias de los otros yacimientos, si se exceptúa el yacimiento de la Cueva de Arrikrutz (A), cuya altura media de deuterococono es significativamente mucho mayor que la del yacimiento de referencia y, por lo tanto, que las de los otros restantes. Los valores medios del ángulo paracono-metacono-paracono-deuterococono (6), son más altos en Ekain (K) que en los otros, excepto el valor medio de Arrikrutz (A), que es netamente mayor que el de Ekain, pero todas estas diferencias carecen de significación estadística (tabla 5.27). Lo mismo ocurre con los valores medios de la distancia entre los vértices del paracono y metacono (7), menores, en todos los yacimientos, que el valor calculado para el de referencia (K), pero carentes de significación estadística, excepto para la Cueva del Reguerillo (T), en el que esta distancia es significativamente menor.

Primer molar superior

(figs. 5.25, 5.26, 5.27 y 5.28)

Visto oclusalmente presenta un contorno trapezoidal, irregular, con un borde externo marcado, aproximadamente, en su centro, por un surco vertical que lo divide en dos partes: una proximal y otra distal (talón). El borde lingual o interno es más corto que el externo; en su centro presenta un surco muy somero, a veces no se observa, que lo divide en dos partes que se corresponden con las del lado externo. El lado anterior es bastante recto y converge hacia dentro. El lado posterior es convexo y también es convergente hacia dentro. Anatómicamente esta pieza dentaria se divide en dos zonas, una anterior y otra posterior (talón), independizadas por un surco transversal, que, a su vez, está conectado a los surcos que dividen en dos a los bordes labial y lingual de la corona. Topográficamente parece más adecuado dividir a la corona en dos partes: una externa, de gran relieve, y otra interna, con cúspides de dimensiones mucho más modestas. Estas dos zonas están separadas por un profundo surco que recorre el diente en toda su longitud, algo más

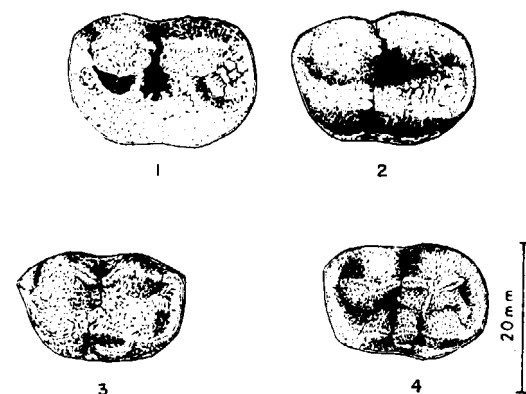


Figura 5.25.—Primer molar superior de *Ursus arctos*. 1-LZ-57 (sin.); 2-LZ-95 (sin.); 3-GU (sin.); 4-T-4205 (sin.); LZ, Cueva de Lezetxiki; GU, Cueva de los Casares; T, Cueva del Reguerillo.



Figura 5.26.—Primer molar superior (dex.) de *Ursus etruscus* de Val d'Arno.

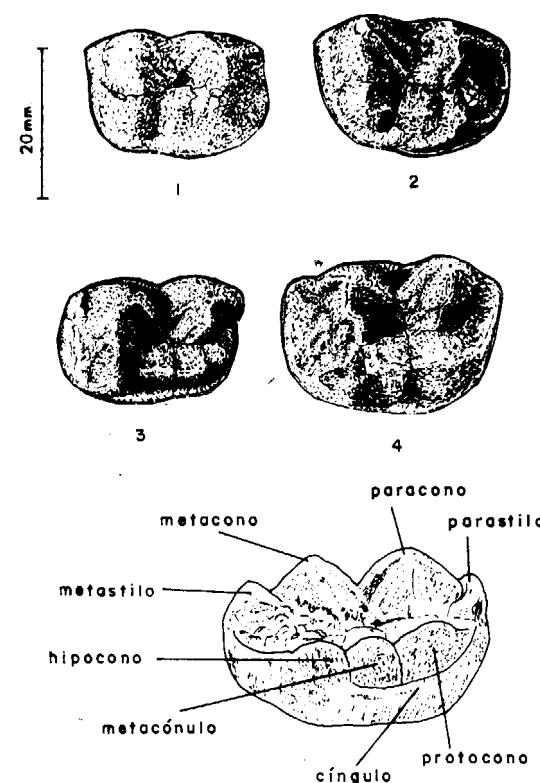


Figura 5.27.—Primer molar superior de *Ursus deningeri* de Cueva Mayor (B). 1-B-332 (sin.); 2-B-9336 (sin.); 3-B-399 (dex.); 4-B-312 (dex.).

cerca del borde lingual que del labial, y que tiende a difuminarse en la región posterior del talón.

El borde externo está ocupado, fundamentalmente, por dos cúspides de gran desarrollo en anchura y altura. La anterior, que es la más alta, constituye el paracono. La posterior es el metacono. Ambas están, respectivamente, precedidas y seguidas por unas pequeñas cúspulas; parastilo y metastilo, separadas por un pequeño surco vertical de la principal a la que se adosan. La importancia del parastilo y metastilo varía, fundamentalmente, con el mayor o menor desarrollo de los caracteres hipocarnívoros de la dentición de las diversas especies. Si se observa el diente por su cara labial, aparece un relieve dentado, compuesto por dos pequeñas cúspides triangulares en los extremos anterior y posterior del diente, parastilo y metastilo. En el centro, separadas por un profundo surco, se encuentran dos grandes cúspides, convexas, de perfil triangular, siendo la anterior (paracono) notablemente mayor en longitud y en altura. Vistas por dentro, lingualmente, son frecuentemente convexas, con una arista convexa vertical roma, que descende desde el vértice en cada cúspide. Cuando poseen suficiente desarrollo, se observa una morfología similar en el parastilo y, más frecuentemente, en el metastilo.

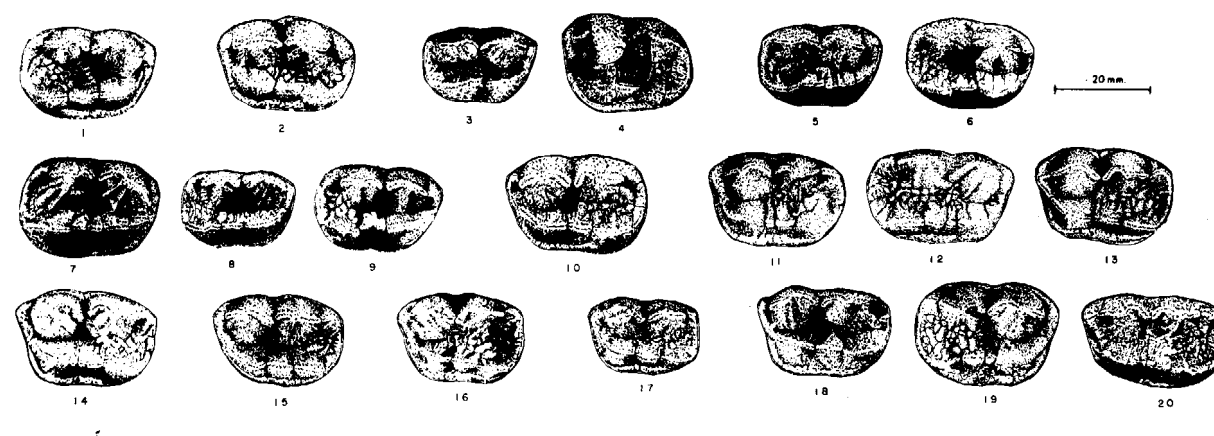


Figura 5.28.—Primer molar superior de *Ursus spelaeus*. 1-S-1041 (dex.); 2-CA (sin.); 3-UR (dex.); 4-UR-2 (sin.); 5-TR-398 (dex.); 6-TR-400 (dex.); 7-K-124 (dex.); 8-K (dex.); 9-K-354 (dex.); 10-G-1 (sin.); 11-A (sin.); 12-A-278 (dex.); 13-A-294 (sin.); 14-E-28 (sin.); 15-AR (sin.); 16-X-3052 (sin.); 17-GU (sin.); 18-T-4026 (sin.); 19-T-4195 (dex.); 20-T-4202 (sin.); S, Cueva de la Pasada; CA, Cueva del Castillo; UR, Cueva de Urnieta; TR, Cueva de Troskaeta; K, Cueva de Ekain; G, Cueva de Gaztelu; A, Cueva de Arrikrutz; E, Cueva de los Ermitons; AR, Cueva de la Arbreda; Z, Cueva del Toll; GU, Cueva de los Casares; T, Cueva de Reguerillo.

En el borde lingual del diente se desarrollan dos cúspides, bajas y alargadas, dotadas cada una de una larga arista que, a veces, sustituye al vértice. Poseen un aspecto mucho menos punzante que el paracono y metacono. La anterior se denomina protocono, hipocono la posterior. Están separadas por un fino surco vertical y, con frecuencia, se desarrolla una cúspide entre las dos, a veces subdividida en varias y que se denomina metacónulo. El protocono es la cúspide mayor del borde lingual de la corona; luego le sigue el hipocono, que orientativamente puede decirse que posee la mitad del volumen del protocono. El metacónulo, cuando existe, es siempre la cúspide más pequeña, aunque sus dimensiones varían mucho de forma individual. En general, cuando aumenta de tamaño, suele hacerlo a costa del hipocono. Vistas desde el lado lingual, estas cúspides, muestran una suave convexidad y un perfil triangular con vértice romo, mucho menos punzante que los correspondientes del paracono y metacono. Es muy frecuente, sobre todo en las especies «espéleas», que en la arista del conjunto protocono-hipocono, aparezca un suave denticulado, reflejo de algunos pequeños surcos que recorren verticalmente la cara lingual de las cúspides. El protocono se sitúa frente al paracono, incrustándose en él, de forma que en esta zona el surco anteroposterior es muy angosto, al ser la resultante de la intersección de dos superficies cónicas. Tanto el metacónulo como el hipocono, están separados del metacono por un surco relativamente ancho, de forma que las caras externas de estas cúspides no chocan con la interna del metacono, inclinándose marcadamente hacia dentro y hacia arriba, siendo más convexas que las caras linguales.

Como ya ha sido citado, el surco anteroposterior se ensancha progresivamente de delante a atrás. Esto se debe a que las cúspides linguales no se alinean paralelamente al borde interno del diente, sino de forma oblicua hacia atrás y hacia el paladar. Esto produce un notable ensanchamiento del área efectiva de oclusión en la zona del talón. Este ensanchamiento y, en definitiva, la oblicuidad de la alineación de las cúspides linguales, varía grandemente entre las distintas especies y el fondo de este surco, que comienza a ser apreciablemente ancho, a partir del surco

transversal que independiza el talón, puede estar tapizado por cúspulas o rídul, de dimensiones y abundancia variables, mayor en las especies espéleas (*Ursus deningeri* y *Ursus spelaeus*). Estas cúspulas empiezan a aparecer, ya desde las bases del metacono y metacónulo, o hipocono, cuando no existe metacónulo.

El borde anterior de la corona está cerrado por una fina arista o por algunas pequeñas cúspulas. El borde posterior, que corresponde al talón, también está cerrado bien por una fina cresta, especies más carnívoras, o por una fila de pequeñas cúspulas separadas por finísimos surcos, en las especies espéleas. El esmalte forma una línea suavemente ondulada, pero sin accidentes importantes, a lo largo de todo el perímetro del diente.

Siempre existe cingulo, aunque su distribución e importancia es variable. En el borde lingual es más importante y se desarrolla en casi toda su longitud. En el borde labial de la corona es muy variable, ya que puede correr por toda su longitud o por parte de ella, pero siempre está presente en el surco que separa el paracono del metacono. En los lados anterior y posterior de la corona no se suele observar.

El primer molar superior posee tres raíces, dos labiales y una lingual. Al paracono corresponde la raíz antero-externa, fina, sobre todo en sentido anteroposterior, adelgazándose progresivamente hacia abajo y algo ondulante. Muestra un profundo y continuo surco por detrás, siendo convexa por delante. La raíz postero-externa corresponde al metacono, algo más robusta que la precedente, posee en su cara distal un leve surco, y, al igual que la anterior, muestra una sección triangular en su parte más ancha. A toda la región de cúspides linguales, le corresponde una única raíz, muy deprimida transversalmente, longitudinalmente muy ancha, con perfil triangular que se adelgaza progresivamente hacia el apex. En la cara externa, muestra un surco a lo largo de todo su recorrido, en la cara interna aparecen uno o dos surcos más someros. Los apex de las raíces se dirigen hacia el eje longitudinal del diente. A veces aparecen casos de fusión de raíces, en especial la postero-externa y la interna, aunque no se ha encontrado con incidencia poblacional; se han observado varios ejemplares de estas ca-

racterísticas, pero procedentes de poblaciones y especies distintas.

En la forma general del diente se observan interesantes cambios morfológicos, según nos desplazamos en la línea evolutiva *Ursus etruscus* - *Ursus deningeri* - *Ursus spelaeus*. En *Ursus etruscus* la arista formada por el protocono e hipocono corre por el borde lingual de la corona, paralelamente al borde labial de la misma. En *Ursus deningeri* ya se observa una marcada oblicuidad de la arista protocono-metacónulo-hipocono, que es todavía mayor en *Ursus spelaeus*. Se produce un fenómeno similar en la verticalidad de las cúspides, que son convergentes en *Ursus etruscus*, ganando verticalidad en *Ursus deningeri*, fenómeno que se hace más marcado en *Ursus spelaeus*. La conjunción de la oblicuidad de la cresta interna (protocono-hipocono) y la progresiva verticalización de las cúspides, conlleva un aumento de la superficie oclusal eficaz del diente, en una palabra: aumenta su capacidad triturante a expensas de la capacidad de corte. Este fenómeno incide, en igual medida, sobre la morfología del surco anteroposterior, que, como ya se ha visto en la descripción general del diente, lo divide en dos regiones. Al ensancharse, sobre todo en la región del talón, permite que en él se desarrollen cantidades variables de cúspulas, que tapizan la base interna del metacono, los bordes externos del metacónulo e hipocono y el espacio comprendido entre ellos. Reflejo de este fenómeno es el reborde que cierra todo el lado posterior del diente, que en *Ursus spelaeus* está formado por un fino denticulado, constituido por bastantes cúspulas coalescentes, mientras que en *Ursus etruscus* y *Ursus deningeri* es una arista continua y lisa, con menor relieve.

El primer molar de *Ursus arctos* presenta características intermedias entre *Ursus etruscus* y las especies espéleas: la cresta formada por el protocono e hipocono es algo oblicua, las cúspides siguen siendo convergentes; por ello el área oclusiva es proporcionalmente menor que en las especies espéleas. El surco anteroposterior es angosto en casi todo su recorrido, aunque menos que en *Ursus etruscus*, poseyendo algunas cúspulas, más frecuentemente rídul, en el área comprendida entre la mitad posterior del metacono y la mitad posterior del hipocono. El reborde que cie-

rra el borde posterior del diente es una fina cresta lisa y de poca altura.

A continuación se tratará de la morfología de detalle.

En *Ursus etruscus* el paracono es una cúspide puntiaguda, con aristas de bordes cortantes. Va precedida de una pequeña cúspide (parastilo), que posee un desarrollo vertical. Es una cúspide transversalmente angosta, que se inclina levemente hacia arriba y hacia dentro. En *Ursus deningeri* se produce un cambio importante, ya que la cara externa se verticaliza, y se hace transversalmente más ancha, conservándose las aristas que la bordean, pero son algo menos agudas; el parastilo suele estar siempre presente, pero es pequeño, aunque bien diferenciado. En *Ursus spelaeus* esta cúspide es similar a la de *Ursus deningeri*, aunque su cara interna es más abultada; el parastilo está siempre representado, aunque su importancia es fuertemente variable. En *Ursus arctos* se observa una morfología bastante similar, a la que se citó en *Ursus etruscus*; levemente convergente hacia dentro, pero su cara interna es más convexa (más abultada); el parastilo es poco importante, aunque casi siempre aparece.

Respecto al metacono se pueden hacer idénticas consideraciones que las realizadas para el paracono, con la salvedad de que en una misma pieza dentaria, el metastilo suele aparecer con mayor entidad que el parastilo, ya que aunque el primero acostumbra a ser más alto, el segundo posee un desarrollo longitudinal generalmente mucho mayor.

Las cúspides del borde interno se pueden agrupar en dos grupos: cúspides triangulares, altas y transversales muy estrechas, con unas aristas, cortantes en grado variable, típicas de *Ursus etruscus* y *Ursus arctos*. Cúspides subtriangulares, con fuerte engrosamiento transversal, pérdida muy notable de altura y con aristas longitudinales muy romas, morfologías propias de *Ursus deningeri* y *Ursus spelaeus*. De forma general el protocono es la mayor, luego le sigue en tamaño el hipocono, más o menos la mitad; finalmente el metacónulo, que es muy variable.

En *Ursus etruscus*, protocono e hipocono poseen una forma triangular aguda, en especial el ejemplar de La Puebla de Valverde; entre protocono e hipocono hay siempre una pequeña cúspide roma, el metacónulo. Las caras linguales del

protocono-metacónulo se inclinan hacia el eje longitudinal del diente, mientras que la cara labial es casi vertical. El hipocono posee una superficie lingual más verticalizada, su cara labial es algo abultada y menos vertical que la del protocono, la cúspide se sitúa levemente más hacia el borde que el protocono. El surco anteroposterior está perfectamente delimitado, poseyendo finísimas rímulas en el lóbulo del talón.

En *Ursus arctos* se conservan, aunque suavizadas, algunas de las características apuntadas para *Ursus etruscus*: las cúspides del borde lingual se hacen menos convergentes, se ensanchan transversalmente, con lo que el paracono y protocono se «incrustan» uno en el otro, sobre todo en un ejemplar procedente de C. Furninha (fig. 5.23). Protocono-metacónulo e hipocono siguen una dirección oblicua; por ello el surco longitudinal se ensancha en el talón, apareciendo en su fondo más y mayores cúspulas. Las tres cúspides linguales son mucho menos punzantes que en *Ursus etruscus*, estando separadas por surcos que recorren casi toda la altura de esmalte. El metacónulo falta en un 9 por 100 de los casos.

En *Ursus deningeri* y *Ursus spelaeus*, se produce un cambio notable: protocono, metacónulo (siempre presente) e hipocono, engrosan transversalmente, se orientan oblicua y verticalmente y dejan de ser convergentes hacia el interior del diente. Aunque el protocono conserva una forma triangular, es romo, perdiendo el carácter punzante. El metacónulo es de perfil semilunar, romo. El hipocono conserva una forma triangular, algo más marcada que el protocono. Las caras linguales de las cúspides son casi verticales y recorridas por finas rímulas verticales. Las caras labiales, abultadas y convexas se inclinan suavemente hacia dentro, de forma que paracono y protocono se incrustan uno en otro, perdiendo entidad. En esta zona el surco longitudinal gana mucha anchura, estando tapizado por rímulas, *Ursus deningeri*, y cúspulas, *Ursus spelaeus*. En esta última especie a veces aparece una cúspide accesoria al hipocono, separada de él por un surco vertical, que puede de forma unilateral aumentar el grado de oblicuidad de la alineación de cúspides linguales, por colocarse más hacia el borde de la corona. Otras veces gira ostensiblemente sobre su eje, de forma que su arista posterior casi sobrepasa el límite lingual de la corona.

El cíngulo es un carácter morfológico que varía mucho en este diente: en el borde labial del M¹ de *Ursus etruscus* existe, aunque es muy fino. Con morfología similar se observa en *Ursus arctos*. En *Ursus deningeri* y *Ursus spelaeus* suele estar pobremente desarrollado; aunque a veces ocupa todo el borde, en general, sólo posee cierta entidad en la base del surco que separa paracono y metacono. El cíngulo del borde lingual, siempre está mucho más desarrollado que el del labial: en *Ursus etruscus* es fino y liso, situado en la base del esmalte. Se ensancha más y es más alto en *Ursus arctos* y generalmente es liso. En *Ursus deningeri* destaca más, aunque no sobresale mucho, es liso y su borde forma una zona de máxima elevación en el surco que separa protocono y metacónulo, a veces su borde libre está erizado de diminutas cúspulas, sólo apreciables si se pasa la uña por él. En *Ursus spelaeus* muestra un relieve mucho mayor, tanto vertical como transversal, estando su borde libre erizado de cúspulas que, a veces, son de gran tamaño.

Sobre el primer molar superior se tomaron las medidas siguientes: (1) longitud absoluta del diente, (2) longitud del lóbulo anterior tomada en su borde externo, (3) longitud del talón tomada en su borde externo, (4) longitud del paracono, (5) longitud del metacono, (6) anchura del lóbulo anterior, (7) anchura del lóbulo posterior (talón), (8) anchura del diente en su estrechamiento central, (9) distancia entre paracono y protocono, (10) altura del paracono, (11) altura del metacono, (12) distancia entre el protocono y el hipocono; además se calcularon los índices siguientes: (13) relación porcentual entre la anchura del lóbulo anterior y la longitud (6/1%), (14) relación porcentual entre las anchuras de los lóbulos anterior y posterior (7/6%), (15) relación porcentual entre la anchura del lóbulo posterior y la longitud (7/1%), (16) reacción porcentual entre la altura del paracono y la longitud (10/1%), (17) relación porcentual entre la altura del metacono y la longitud (11/1%), (18) relación porcentual entre las longitudes de los lóbulos anterior y posterior (3/2%), (19) relación porcentual entre la longitud del paracono y la longitud absoluta del diente (4/1%).

Los histogramas de la longitud absoluta del M¹, figura 5.29, muestran que existe un escalonamiento de tamaños crecientes en el sentido *Ursus etruscus*, moda 21 mm., *Ursus deningeri*, moda

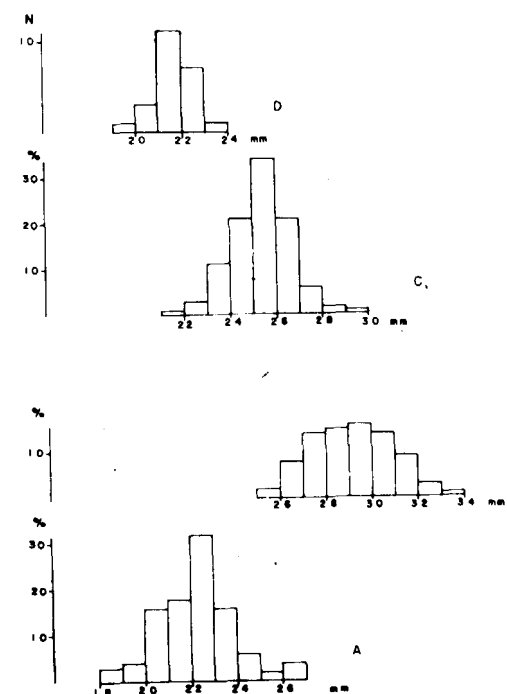


Figura 5.29.—Histogramas de la longitud (1) del primer molar superior. A, *Ursus arctos*; B, *Ursus spelaeus*; C, *Ursus deningeri*; D, *Ursus etruscus*.

25 mm., hasta *Ursus spelaeus*, moda 29 mm. Las distribuciones correspondientes a *Ursus etruscus* y *Ursus deningeri* son muy apuntadas, leptokúrticas. Por el contrario, casi todas las medidas correspondientes a *Ursus spelaeus* se concentran entre las clases que van de los 27 a los 30 mm., dando una distribución muy aplanada, platikúrtica. La distribución correspondiente a la longitud del primer molar superior de *Ursus arctos*, es claramente apuntada, con la moda situada en la clase de 22 mm. Entre *Ursus etruscus* y *Ursus arctos*, existe un solapamiento total, aunque en *Ursus arctos* existen valores por encima y debajo de los valores límites del recorrido de *Ursus etruscus*. Entre *Ursus etruscus* y *Ursus deningeri* el solapamiento es importante, ya que un 36 por 100 de los molares de *Ursus deningeri* quedan dentro del recorrido de esta medida en *Ursus etruscus*. Entre *Ursus spelaeus* y *Ursus etruscus* no se detecta solapamiento, pero un 74 por 100 de la muestra de *Ursus deningeri* de Cueva Mayor (B), queda comprendida en el recorrido de *Ursus spelaeus*, mientras que un 55 por 100 de la muestra

de *Ursus spelaeus* se coloca en el campo de existencia métrica de *Ursus deningeri*.

Los histogramas de la anchura del lóbulo anterior del diente (6) (fig. 5.30), conviene considerarlos en unión de los de la anchura del talón (7) (fig. 5.31). En el de la anchura del lóbulo anterior del M¹ se detecta la falta de modas claramente expresadas para *Ursus spelaeus* y *Ursus arctos*. Se produce una fragmentación métrica, influenciada por las posibles variaciones de tamaño propias de cada población. El solapamiento entre *Ursus deningeri* y *Ursus spelaeus* (91%) y viceversa (76%), es extraordinariamente alto. Algo similar ocurre con *Ursus arctos*, cuyo solapamiento del 86 por 100 con *Ursus deningeri* alcanza un 66 por 100 con *Ursus spelaeus*; incluso existe un valor anormalmente elevado, en la distribución correspondiente a *Ursus etruscus*, que se sitúa sobre las dimensiones más frecuentes de la distribución de *Ursus spelaeus*. En las distribuciones de las anchuras del talón del M¹ (7) aparece un cierto descenso de los solapamientos entre las distribuciones de esta dimensión en cada especie: *Ursus deningeri* pasa a solaparse un 79 por 100

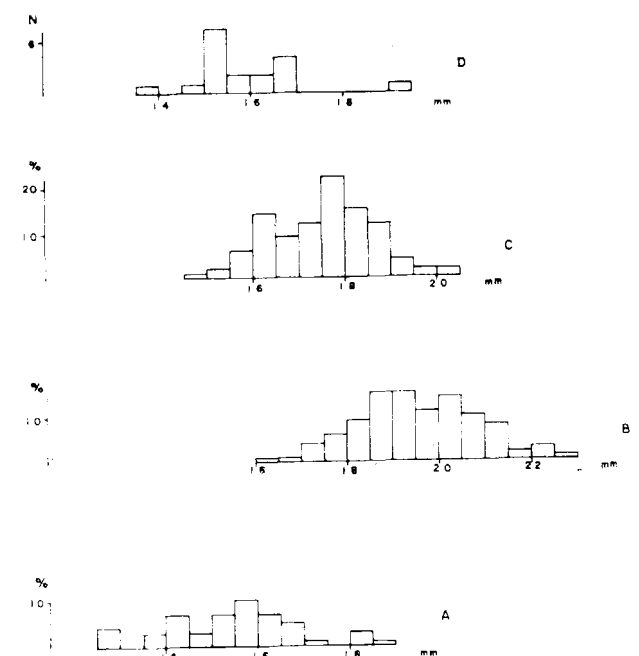


Figura 5.30.—Histogramas de la anchura del lóbulo anterior (6) del primer molar superior. A, *Ursus arctos*; B, *Ursus spelaeus*; C, *Ursus deningeri*; D, *Ursus etruscus*.

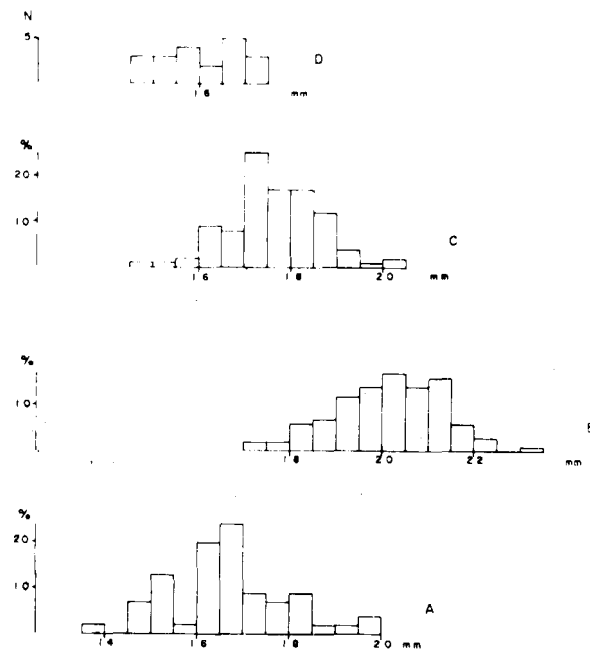


Figura 5.31.—Histogramas de la anchura del talón (7) del primer molar superior. A, *Ursus arctos*; B, *Ursus spelaeus*; C, *Ursus deningeri*; D, *Ursus etruscus*.

de casos con *Ursus spelaeus*, el cual, a su vez, lo hace en un 60 por 100 de los casos con *Ursus deningeri*. Los solapamientos entre las distribuciones de *Ursus arctos* y de *Ursus deningeri* continúan siendo muy elevados y sus modas, 16.5 mm. para *Ursus arctos* y 17 mm. para *Ursus deningeri*, están muy cercanas. En *Ursus spelaeus*, aunque la distribución se hace menos aplanada, no existe una moda definida, estaría comprendida entre las clases de los 20 y 21 mm. En definitiva: se puede concluir, que existe una mejor separación métrica en la anchura del talón, que en la del lóbulo anterior del primer molar superior, como ya se había observado al analizar la morfología de este diente.

Los datos estadísticos calculados para las diversas medidas e índices del M¹ aparecen en la tabla 5.28 (*Ursus etruscus*), tabla 5.29 (*Ursus deningeri*), tabla 5.30 (*Ursus spelaeus*) y tabla 5.31 (*Ursus arctos*). Como ya es habitual, se ha empleado una representación semilogarítmica de las diferencias entre los valores medios de medidas e índices de las cuatro especies, tomando como referencia los valores medios correspondientes a la muestra integrada de *Ursus spelaeus*, que es la que

	V				PV	
	μ	σ	N	$V_i - V_s$	$n = 2$	$n = 7$
1	21.6	0.81	22	19.2	23.2	20.7
2	10.2	0.61	17	9.1	11.4	9.4
3	11.4	0.60	17	10.2	12.2	9.8
4	8.2	0.78	16	6.6	9.9	8.0
5	7.8	0.46	15	6.9	8.3	7.3
6	15.8	1.16	18	13.5	19.2	14.9
7	16.0	0.90	20	14.5	17.3	15.1
8	15.2	0.82	15	13.8	16.5	14.6
9			2	7.2	7.4	6.1
10			3	8.3	9.6	8.2
11			3	8.8	9.3	8.8
12					8.6	7.5
13	73.0	4.00	18	69.0	83.0	72.0
14	103.0	4.00	17	94.0	110.0	101.0
15	74.0	3.00	20	67.0	79.0	73.0
16			3	38.0	44.0	40.0
17			3	41.0	43.0	45.0
18	112.0	9.00	17	96.0	129.0	120.0
19	38.0	4.00	16	30.0	45.0	39.0

TABLA 5.28.—Medidas e índices del primer molar superior de *Ursus etruscus*

	GRD		SI	LZ	B			
	$n = 1$	$n = 1$	$n = 1$	μ	σ	N	$V_i - V_s$	
1	26.1	26.8	28.4	25.3	1.37	133	21.6 - 29.5	
2	12.7	13.2		12.4	0.91	143	10.0 - 14.7	
3	13.4	13.8		13.0	0.95	143	11.1 - 15.2	
4		8.7		10.1	0.84	133	8.4 - 11.8	
5		8.8		9.2	0.69	131	7.8 - 12.0	
6	18.8	17.3		17.4	1.09	139	15.6 - 20.2	
7	19.6	17.2		17.6	0.99	127	14.8 - 20.4	
8	17.8	16.2	18.8	16.5	1.08	125	12.1 - 19.3	
9		10.0		9.7	0.75	61	8.6 - 11.8	
10	9.7	9.0		9.5	1.10	105	7.9 - 11.1	
11	8.9	9.3		9.3	0.71	118	7.5 - 10.9	
12		12.8		12.5	1.22	83	9.2 - 15.0	
13	72.0	65.0		69.0		132	55.0 - 74.0	
14	104.0	99.0		101.0		119	94.0 - 107.0	
15	75.0	64.0		69.0		123	64.0 - 75.0	
16	37.0	34.0		37.0		103	34.0 - 42.0	
17	34.0	35.0		37.0		114	30.0 - 43.0	
18	106.0	103.0		105.0		141	80.0 - 122.0	
19		32.0		40.0		130	34.0 - 48.0	

TABLA 5.29.—Medidas e índices del primer molar superior de *Ursus deningeri*

numéricamente está mejor representada (fig. 5.32). Se aprecia que en el primer molar superior de *Ursus spelaeus*, al igual que en el segundo, se manifiesta una hipertrofia relativa de dimensiones y morfologías, que tienden a optimizarlos para una funcionalidad bien distinta de la de un carnívoro, primando características triturantes sobre

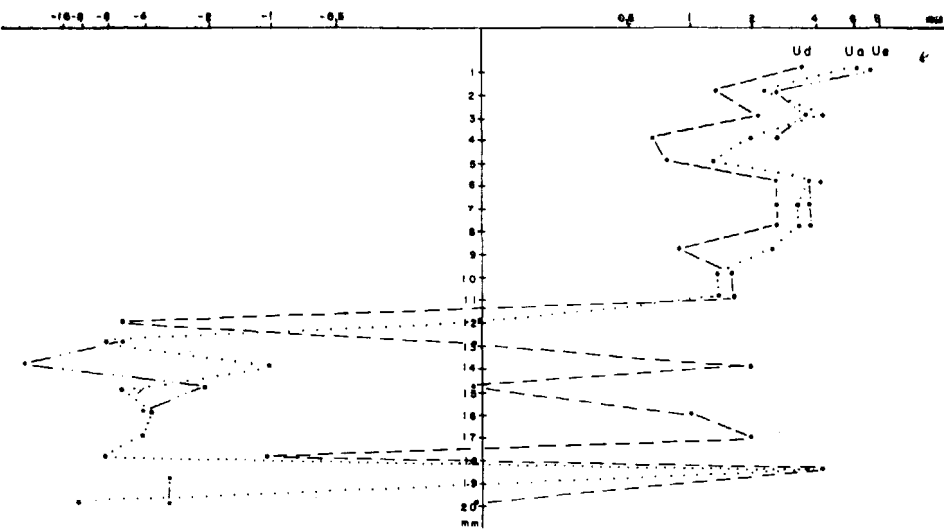
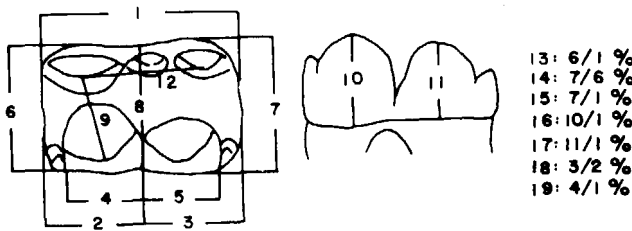


Figura 5.32.—Representación semilogarítmica de las diferencias existentes entre los valores medios de medidas e índices del primer molar superior; tomando como referencia los de *Ursus spelaeus*.

	S				BN	CN	CA	AB	UR				LZ				TR										
	μ	σ	N	$V_i - V_s$	n = 2	n = 1	n = 2	n = 3	μ	N	$V_i - V_s$	μ	σ	N	$V_i - V_s$	μ	σ	N	$V_i - V_s$								
1	28.2	0.97	16	26.4	29.7	28.4	29.5	27.0	26.8	28.3	27.8	28.5	26.7	6	25.3	28.3	27.1	2.50	11	25.3	30.2	27.2	2.01	23	24.8	29.2	
2	13.4	0.57	16	12.3	14.4	13.5	14.0	12.3			13.5	14.3	14.0	5	12.6	18.2	13.1	1.22	10	11.8	15.8	13.7	0.93	16	11.6	16.5	
3	14.8	0.66	16	13.7	15.3	14.9	15.5	14.7			14.3	15.2	13.0	5	8.8	15.1	13.9	1.51	10	13.1	16.0	13.6	1.47	16	12.2	14.4	
4	10.6	0.46	16	9.5	11.7	9.4	11.0	10.7			9.2	11.8	10.6	5	9.8	11.2	10.5	0.82	10	9.5	11.3	10.4	0.03	19	9.8	13.5	
5	9.7	0.55	16	9.3	10.4	10.0	10.0				8.8	11.3	9.5	5	8.8	10.5	9.8	6.8	9	9.3	10.8	10.0	0.74	19	9.2	11.7	
6	19.2	0.75	15	17.4	20.3	18.4	21.2			20.2	19.3	20.6	18.7	5	17.3	20.2	18.6	20.0	11	17.8	21.4	19.0	1.51	22	16.7	21.6	
7	19.2	0.89	16	17.4	20.6	19.2	25.0	20.0	17.6	20.1	18.5	20.4	18.3	5	16.6	19.6	19.2	1.87	10	17.8	21.8	19.0	1.18	21	17.4	20.8	
8	18.8	0.79	15	16.8	19.9	17.9	20.0	19.1		19.5	17.7	20.3	17.7	5	16.2	18.6	18.0	1.87	10	16.3	20.5	18.0	1.22	22	16.2	20.0	
9	10.0	0.68	7	9.6	11.1						9.9	11.6	9.8	5	8.8	10.6	10.1	1.26	7	8.0	11.9	10.0	0.95	16	8.1	11.3	
10	10.6	0.42	10	9.8	11.5						9.7	11.4	10.1	5	9.4	10.8	10.5	0.67	8	9.5	11.5	10.4	0.96	17	8.8	12.2	
11	10.1	0.62	10	9.1	11.0						9.2	11.2	9.8	5	9.0	10.8	10.3	0.66	8	9.4	11.4	10.3	0.75	17	9.0	11.8	
12	14.5	0.64	7	13.9	15.7						11.8	14.2	12.3	5	10.3	14.1	12.9	2.00	7	9.0	15.4	12.8	1.39	16	11.6	15.1	
13	68.0		15	66.0	69.0	65.0	72.0	95.0	64.0	67.0	68.0	70.0	69.0	5	64.0	79.0	69.0	2.00		65.0	77.0	70.0		16	66.0	77.0	
14	101.0		15	97.0	105.0	103.0	118.0	130.0	99.0	105.0	97.0	103.0	98.0	5	94.0	104.0	103.0	3.00		98.0	106.0	101.0		16	95.0	106.0	
15	69.0		16	66.0	72.0	69.0	85.0		67.0	67.0	66.0	71.0	67.0	5	64.0	70.0	71.0	1.00		68.0	73.0	71.0		17	65.0	73.0	
16	39.0		10	36.0	58.0	36.0	39.0				39.0	35.0	39.0	37.0	5	36.0	39.0	38.0	2.00		36.0	42.0	39.0		16	37.0	43.0
17	36.0		10	34.0	38.0	35.0	35.0				37.0	33.0	38.0	36.0	5	33.0	39.0	37.0	2.00		33.0	42.0	38.0		16	33.0	40.0
18	110.0		16	102.0	115.0	110.0	111.0	120.0		117.0	99.0	106.0	109.0	4	105.0	119.0	107.0	7.00		99.0	114.0	100.0		7	91.6	111.0	
19	37.0		10	36.0	40.0	37.0	37.0	40.0		40.0	33.0	40.0	39.0	5	37.0	42.0	39.0	2.00		36.0	42.0	39.0		16	36.0	42.0	

	K				KS	GZ	A				AZ				AI	ER				RV			
	μ	σ	N	$V_i - V_s$	$n = 3$	$n = 1$	μ	σ	N	$V_i - V_s$	μ	N	$V_i - V_s$	$n = 1$	μ	N	$V_i - V_s$	$n = 1$					
1	29.3	1.84	127	25.2	33.3	25.6	29.3	30.2	29.0	1.84	55	25.7	33.0	28.5	5	27.5	30.5	27.5	29.0	4	28.1	- 30.0	27.0
2	14.0	0.88	119	11.6	16.2	12.6	14.2	14.0	14.0	1.30	53	12.4	- 17.0	13.7	5	13.1	15.1	13.3	14.0	4	13.6	- 14.5	12.5
3	15.3	1.00	119	13.1	17.6	13.0	15.7	16.2	15.1	1.34	47	12.9	18.0	14.7	5	14.0	15.4	14.2	15.0	4	14.5	- 15.5	14.5
4	11.0	0.87	120	9.6	13.0	9.5	11.1	11.6				10.5	5	9.7	- 11.3	10.6	11.2	4	11.0	- 11.4	9.6		
5	10.0	0.70	118	8.5	11.6	9.8	- 10.3	10.8	10.1	0.54	29	9.1	11.0	9.8	5	8.8	10.4	9.2	10.4	4	10.2	10.6	9.6
6	20.8	1.43	122	17.4	22.8	17.6	20.4	20.5				19.0	5	17.2	- 21.4	19.1	19.3	4	18.7	- 19.8	17.4		
7	20.2	1.49	119	17.5	23.8	18.0	- 20.8	20.6				19.7	5	18.6	- 21.3	19.2	19.7	4	19.1	- 20.2	17.8		
8	19.3	1.29	118	16.0	23.1	17.2	- 19.4	19.3	19.4	1.37	51	18.5	22.1	18.8	5	17.7	- 20.3	18.3	18.5	4	17.8	- 19.0	16.3
9	10.8	0.76	106	8.6	12.2	10.8	10.6					10.3	5	9.3	11.3	15.0	4	15.0	- 15.1	9.5			
10	11.2	0.76	108	9.5	13.1	9.9	11.1	11.7	11.2	0.80	23	9.3	12.4	11.0	5	10.2	12.4	10.3	10.7	4	10.4	- 11.0	10.5
11	10.6	0.67	104	9.1	13.3	9.4	11.6	10.7	10.5	0.83	24	9.3	12.3	10.1	5	9.2	10.6	9.0	11.5	4	10.8	- 12.1	10.1
12	14.0	1.28	102	12.0	17.0	13.0	13.0					13.7	5	13.2	14.5	14.0	4	13.8	- 14.9	12.3			
13	68.0	2.40	118	61.0	73.0	68.0	70.0	68.0	70.0		47	61.0	77.0	67.0	5	63.0	- 70.0	69.0	66.0	4	66.0	- 68.0	64.0
14	101.0		115	94.0	108.0	101.0	102.0	100.0	100.0		47	93.0	107.0	104.0	5	100.0	108.0	101.0	102.0	4	101.0	- 104.0	102.0
15	69.0		116	63.0	75.0	69.0	71.0	68.0	70.0		48	63.0	75.0	70.0	5	68.0	- 71.0	70.0	68.0	4	67.0	- 69.0	66.0
16	38.0		105	34.0	43.0	37.0	39.0	39.0	39.0		23	34.0	41.0	39.0	5	37.0	- 41.0	37.0	40.0	4	38.0	- 41.0	39.0
17	36.0		104	33.0	39.0	37.0	40.0	35.0	37.0		23	32.0	43.0	35.0	5	33.0	- 37.0	33.0	38.0	4	35.0	- 41.0	37.0
18	109.0		117	96.0	132.0	103.0	115.0	116.0	109.0		46	81.0	125.0	108.0	5	102.0	105.0	107.0	108.0	4	106.0	- 110.0	116.0
19	38.0		118	35.0	41.0	36.0	38.0	38.0	38.0		28	34.0	44.0	37.0	5	35.0	39.0	39.0	38.0	4	37.0	- 40.0	36.0

TABLA 5.30.—Medidas e índices del primer molar superior de *Ursus spelaeus*



	AR		AR		X				GU		CC		T				Muestra total			
	n 3	n 4	μ	σ	N	$V_1 - V_2$	n 2	n 2	μ	σ	N	$V_1 - V_2$	μ	σ	N	$V_1 - V_2$				
1	26,7	27,6	28,5	30,8	29,0	1,47	55	23,2 - 32,0	23,5	26,8	28,3	28,6	1,99	85	25,0 - 32,2	28,9	1,77	411	23,2	33,3
2	13,0	13,5	13,5	14,3	14,0	0,84	49	10,8 - 15,0	11,5			13,6	0,87	71	12,2 - 16,3	13,8	0,94	369	10,8	18,2
3	13,5	14,6	15,2	16,5	15,0	1,20	50	11,5 - 17,2	12,0			15,2	1,25	69	13,4 - 17,0	15,1	1,15	362	11,5	18,0
4	10,3	10,9	10,4	11,7	10,7	0,55	47	9,4 - 11,5	9,0			10,8	0,77	60	9,5 - 12,6	10,8	0,73	335	9,2	13,5
5	8,7	10,0	9,8	10,4	10,1	0,43	45	9,0 - 10,8	8,1			10,0	0,55	60	9,2 - 12,0	9,0	0,61	331	6,8	12,0
6	17,2	19,2	18,6	21,3	19,8	1,11	52	16,3 - 21,8	15,3	20,2		19,1	1,29	68	16,4 - 22,0	19,7	1,33	373	16,3	22,0
7	18,0	19,5	19,8	20,6	19,9	1,05	51	17,6 - 21,8	18,3	17,6	20,1	19,8	1,36	71	18,0 - 22,1	19,9	1,30	376	15,9	25,0
8	17,1	18,6	18,5	19,3	18,2	0,93	48	17,4 - 21,8	14,4	19,5		18,4	1,17	63	16,5 - 20,5	19,0	1,21	360	14,4	22,1
9	9,3	10,8	10,4	11,2	10,5	0,69	41	9,3 - 12,7	8,0	13,5		10,6	0,78	282	8,0	0,78	282	8,0	15,0	
10	10,2	10,9	10,9	11,6	11,2	0,61	42	9,7 - 12,6	9,5			11,5	0,68	55	9,7 - 12,8	11,2	0,72	296	8,8	13,1
11	9,6	10,3	10,6	11,4	10,6	0,59	33	9,0 - 11,8	8,1	9,5		10,7	0,63	56	9,0 - 11,7	11,0	0,70	275	8,1	11,3
12	12,2	14,8	12,5	13,8	13,8	0,63	33	12,0 - 15,0	11,8			13,8	1,18	267	9,0	1,18	267	9,0	17,0	
13	63,0	72,0	65,0	70,0	68,0		51	63,0 - 77,0	65,0	71,0		67,0		67	61,0 - 71,0	68,0		368	61,0	77,0
14	94,0	108,0	102,0	106,0	101,0		46	91,0 - 108,0	104,0	100,0		103,0		65	96,0 - 110,0	101,0		356	91,0	130,0
15	67,0	70,0	66,0	72,0	69,0		50	59,0 - 76,0	68,0	66,0 - 71,0		69,0		86	64,0 - 75,0	69,0		364	59,0	85,0
16	37,0	39,0	37,0	40,0	38,0		41	33,0 - 41,0	40,0			40,0		55	35,0 - 42,0	39,0		293	32,0	58,0
17	36,0	37,0	35,0	38,0	36,0		42	32,0 - 41,0	34,0			37,0		56	33,0 - 43,0	36,0		294	32,0	47,0
18	103,0	112,0	109,0	116,0	108,0		49	97,0 - 121,0	104,0			112,0		69	99,0 - 130,0	109,0		355	81,0	130,0
19	37,0	40,0	35,0	39,0	37,0		48	32,0 - 40,0	36,0	35,0		38,0		60	33,0 - 41,0	38,0		335	32,0	42,0

TABLA 5.30.—Medidas e índices del primer molar superior de Ursus spelaeus

	LB	NO	TV	ST	CO	MN				GR	LZ	GA	GB	G	TR	MK	UK
	n 1	n 2	n 2	n 1	n 1	μ	σ	N	$V_1 - V_2$	n 1	n 2	n 1	n 1	n 2	n 2	n 1	n 1
1	21,4	22,0	22,6	21,5	21,8	21,5	0,64	6	20,5 - 22,1	23,3	23,1	23,2	21,2	20,3	19,4	23,8	22,8
2	10,2			11,8	11,8	10,6			9,8 - 10,2	11,6	11,6	11,5	10,2	10,7	9,3	11,8	10,6
3	11,2			9,7	10,3	11,9			11,0 - 11,4	11,7	11,5	11,7	11,0	9,8	10,1	12,0	12,2
4	9,0			8,4	8,3	8,0			8,4 - 8,5	8,4	9,3	9,5	8,3	8,6	7,2	9,6	9,0
5	8,9			8,0	8,2	8,9			7,7 - 7,8	9,3	8,8		8,0	8,0	8,2	9,8	8,8
6	15,2	15,6	15,7	16,1	15,8	15,6	0,43	6	14,4 - 15,2	15,3	15,5	15,8	14,3	14,3	13,7	18,4	15,9
7	16,5	16,6	16,3	16,7	17,3	16,2	0,89	6	15,0 - 16,9	16,2	16,9	16,6	16,2	15,2	14,5	19,4	17,9
8	15,0	15,7	15,4	15,7	15,9	15,0			13,5 - 15,3	15,0	15,2	15,7	14,7	14,2	13,4	18,8	16,4
9				7,6					7,8 - 8,2	7,5				7,5			8,8
10				10,0					8,7 - 9,3	9,8				9,8			9,7
11				8,9					9,0 - 9,2	9,3				8,3			9,5
12				9,6					8,4	9,2				9,0			9,7
13	71,0	71,0	69,0	75,0	72,0	73,0	67,0	69,0	68,0 - 72,0	66,0	67,0	68,0	67,0	70,0	71,0	77,0	72,0
14	109,0	106,0	104,0	104,0	109,0	104,0	107,0	108,0	104,0 - 113,0	106,0	109,0	105,0	113,0	106,0	106,0	105,0	113,0
15	77,0	75,0	72,0	78,0	79,0	75,0	71,0		71,0 - 80,0	70,0	73,0	72,0	76,0	75,0	75,0	82,0	81,0
16				47,0					41,0 - 45,0	42,0				48,0			44,0
17				41,0					42,0 - 43,0	40,0				41,0			43,0
18	110,0			82,0	87,0	112,0			108,0 - 116,0	101,0	99,0	102,0	108,0	90,0	109,0	102,0	115,0
19	42,0			39,0	38,0	37,0			40,0 - 40,0	36,0	40,0	41,0	39,0	42,0	37,0	40,0	40,0

TABLA 5.31.—Medidas e índices del primer molar superior de Ursus arctos

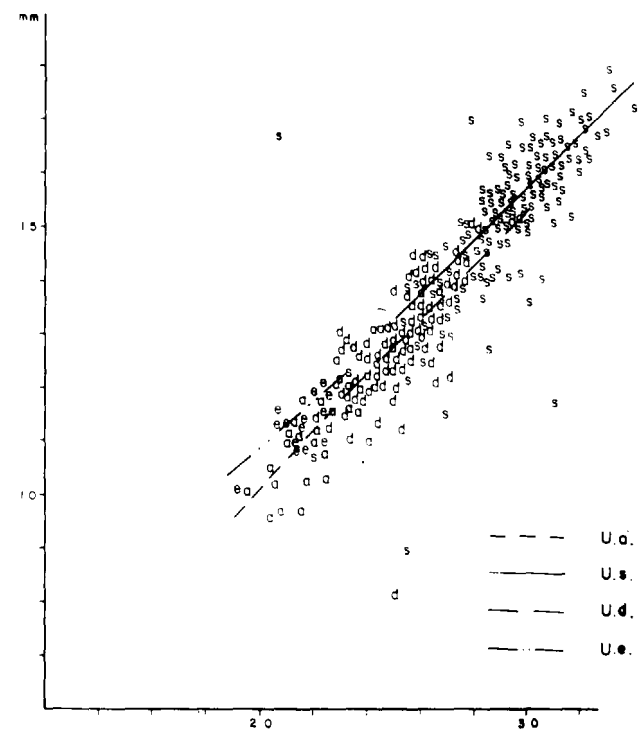
	BA	UL	TV	D				P	GU	FU	OF	Muestra total			
	n 2	n 1	n 2	μ	σ	N	$V_1 - V_2$	n 2	n 1	n 4	n 2	μ	σ	N	$V_1 - V_2$
1	20,2	20,4	20,4	22,3	22,8	0,87	11	20,7 - 24,0	24,3	24,4	22,4	23,8	26,2	20,5	22,0
2	9,3	9,7	10,1	10,5	11,3	0,70	11	10,2 - 13,0	11,1	11,2	12,6	12,2	12,8	11,1	11,4
3	10,5	11,1	10,3	11,8	11,4	0,79	11	9,7 - 12,6	13,2	13,2	10,4	12,8	14,0	11,5	11,4
4	8,2	8,2	8,0	8,7	9,1	0,43	11	8,4 - 9,6	8,7	8,5	8,8	9,4	9,8	8,5	8,8
5	7,4	8,3	8,1	8,0	9,1	0,30	11	8,8 - 9,5	8,6	9,6	8,7	8,4	9,1	8,8	8,7
6	13,5	14,0	15,0	15,4	15,6	1,07	11	14,6 - 18,3	16,5	16,7	14,0	16,5	18,7	16,2	15,6
7	14,5	15,0	13,6	15,0	17,5	1,21	11	16,2 - 19,7	17,4	18,2	14,6	16,9	18,4	17,7	16,6
8	13,5	19,3	15,0	14,3	16,1	1,05	1	14,6 - 18,3	16,3	16,8	13,7	16,1	18,0	16,2	15,5
9	7,4	6,7		6,3	8,3	0,83	5	7,2 - 9,0			8,7	7,3	10,2	7,5	8,0
10	8,8	8,1		9,4	9,5	0,94	6	8,4 - 11,1			7,4	9,5	11,6	10,3	9,6
11	7,6	8,6		9,2	9,5	0,90	6	8,6 - 11,1			7,4	9,7	12,2	10,3	9,5
12	9,7	10,0		9,0	9,9	1,02	5	8,5 - 11,0			10,4	10,6	11,2	10,7	9,8
13	66,0	69,0	74,0	70,0	72,0	2,00	11	67,0 - 81,0	71,0	69,0	63,0	68,0	72,0	74,0	71,0
14	107,0	107,0	91,0	96,0	108,0	1,00	11	104,0 - 112,0	106,0	104,0	104,0	96,0	106,0	108,0	106,0
15	71,0	74,0	67,0	67,0	78,0	2,00	11	72,0 - 87,0	75,0	72,0	65,0	69,0	73,0	80,0	75,0
16	43,0	40,0		43,0	42,0	1,00	6	38,0 - 46,0			33,0	37,0	44,0	47,0	43,0
17	37,0	43,0		41,0	42,0	1,00	6	39,0 - 46,0			33,0	38,0	47,0	47,0	42,0
18	119,0	108,0	102,0	112,0	101,0	1,00	11	85,0 - 117,0	87,0	100,0	115,0	101,0	105,0	104,0	105,0
19	40,0	41,0	39,0	39,0	40,0	12,00	11	38,0 - 43,0	38,0	37,0	37,0	39,0	39,0	1,86	36

TABLA 5.31.—Medidas e índices del primer molar superior de Ursus arctos

las de cizalladura. Se evidencia que los valores medios de las medidas tomadas sobre el primer molar superior del oso de las cavernas superan, neta y significativamente, a los de las otras tres y, al igual que ocurrió en otras piezas de la dentición, aparece en un orden decreciente de tamaños: *Ursus deningeri* - *Ursus arctos* - *Ursus etruscus*. En general, son también importantes las diferencias métricas entre *Ursus deningeri* y *Ursus arctos*, siendo más marcadas en las medidas de tipo longitudinal, y menores o inapreciables en las transversales al diente. Ahora bien, cuando se tratan las diferencias entre los valores medios de los índices, se produce una interesante inversión de la situación: los índices correspondientes a *Ursus etruscus* y a *Ursus arctos* son claramente superiores a los de *Ursus spelaeus*, si se exceptúa la relación porcentual de la longitud del paracono a la longitud total del diente (19), menor en *Ursus arctos* que en *Ursus spelaeus*, lo que reafirma la observación de que las diferencias entre *Ursus spelaeus* y las otras especies, se hacen mayores en las medidas longitudinales, paralelas al eje longitudinal del diente. Esto quiere decir que, aunque se produce un enorme aumento en la longitud del M¹ de *Ursus spelaeus*, respecto a *Ursus arctos* y *Ursus etruscus*, no está armonizado con un crecimiento proporcionalmente similar de las dimensiones transversales y verticales (altura del diente). Por ello resultan netamente más anchos y altos los de *Ursus etruscus* y *Ursus arctos*. La mayor altura de las cúspides no debe de extrañar, ya que el desarrollo de dentición

con características carnívoras favorecerá el desarrollo de cúspides más angostas y altas. Es menos explicable el mayor desarrollo transversal del diente, ya que se detectó un comportamiento similar en la anchura del P¹ que, proporcionalmente a la longitud del diente, era más ancho en *Ursus arctos* que en *Ursus spelaeus*. El primer molar superior de *Ursus deningeri* se comporta normalmente, es decir, sus menores dimensiones transversales originan la aparición de índices, generalmente menores que los de *Ursus spelaeus*, sólo es levemente superior la relación porcentual entre la longitud del talón respecto a la del lóbulo anterior del diente.

En la figura 5.33 aparece la representación del talón (3) en función de la longitud absoluta (1). Entre estas variables existe una correlación alta en *Ursus spelaeus* (.89), *Ursus deningeri* (.74) y *Ursus arctos* (.81), descendiendo, probablemente por lo escueto de la muestra, en *Ursus etruscus* (.64). En la figura se detecta un paralelismo marcado entre las líneas de regresión correspondiente a *Ursus spelaeus* y *Ursus deningeri* que, en definitiva, marcan la importancia interrelación existente entre estas dos especies, sugiriendo que el aumento proporcional de la longitud del talón es una característica de la evolución a caracteres netamente espeloides. La leve superposición de las nubes de puntos indica la evolución progresiva desde *Ursus deningeri* a *Ursus spelaeus*. La línea de regresión correspondiente a *Ursus arctos* muestra una pendiente mayor, colocándose por debajo



de la línea de regresión correspondiente a *Ursus spelaeus*. En su campo de existencia métrica se coloca sobre la de *Ursus etruscus*. En definitiva: el talón es proporcionalmente más largo en *Ursus spelaeus* que en las otras especies.

Entre la anchura del talón (7) y la longitud absoluta (1) del M¹, existe una correlación buena para las cuatro especies, oscilando entre .74 (*Ursus etruscus*) y .83 (*Ursus deningeri*). La representación bivariada (fig. 5.34) es muy ilustrativa, ya que marca claramente la tendencia hacia un diente corto y ancho, en definitiva cuadrado, en *Ursus arctos* y en *Ursus etruscus*, siendo más elongado en *Ursus spelaeus*. En general, el talón del M¹ de *Ursus deningeri*, en su campo de existencia métrica, tiende a ser más estrecho que el

Figura 5.33.—Primer molar superior: representación bivariada de la longitud del borde labial del talón (3) en función de la longitud absoluta (1); e, *Ursus etruscus*; a, *Ursus arctos*; s, *Ursus spelaeus*; d, *Ursus deningeri*.

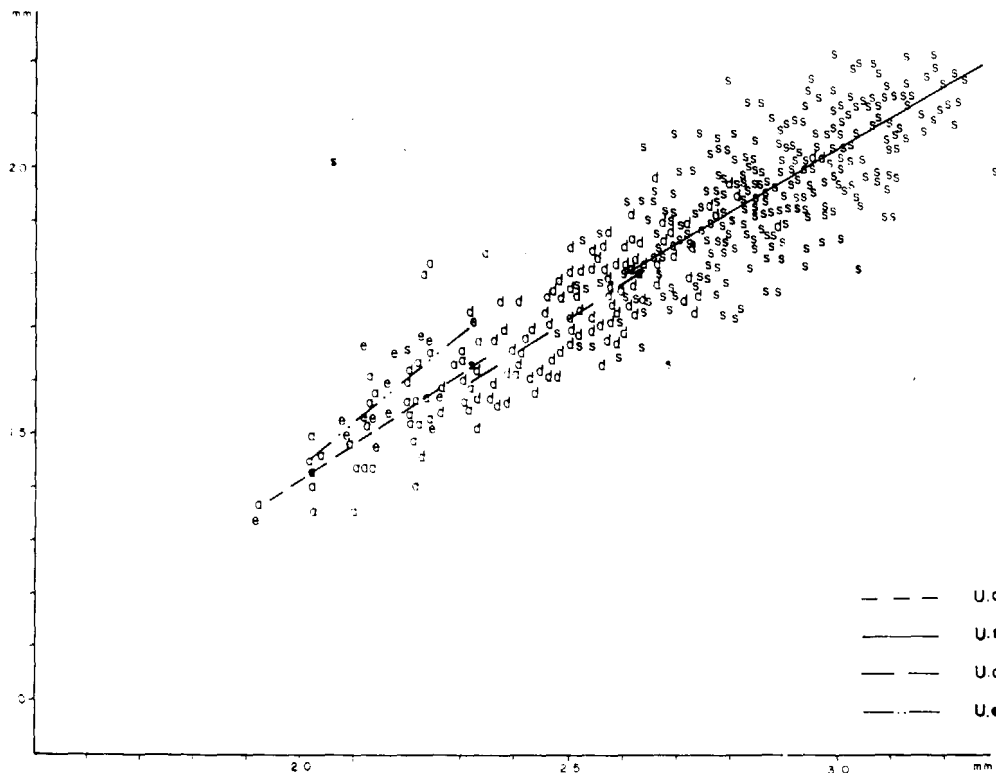


Figura 5.34.—Primer molar superior: representación bivariada de la anchura del talón (7) en función de la longitud absoluta (1); e, *Ursus etruscus*; a, *Ursus arctos*; s, *Ursus spelaeus*; d, *Ursus deningeri*.

de *Ursus spelaeus*, aunque como la pendiente de su línea de regresión es algo mayor que la de *Ursus spelaeus*, la cortará, pero ya cerca de los valores límites máximos y en el caso de existir molares de *Ursus deningeri* de estas dimensiones, teóricamente serían proporcionalmente más anchos que los del oso de las cavernas.

Se pasará a continuación a tratar las diferencias métricas en el M¹ de *Ursus spelaeus*, de los distintos yacimientos ibéricos.

En la figura 5.35 aparecen los histogramas de la longitud absoluta (1). Si se toma, como en otras ocasiones, la referencia del yacimiento de Ekain (K), resulta evidente que existe un buen solapamiento con el yacimiento de la Cueva de Arrikutz (A), dando los dos yacimientos distribuciones muy platikúrticas. Los yacimientos de la Cueva del Reguerillo (T) y del Toll (X), tienen recorridos que quedan dentro de los del yacimiento de Ekain, aunque las distribuciones son apuntadas, leptokúrticas, con modas bastante bien definidas. En el yacimiento de la Cueva del Reguerillo, los valores más altos de esta medida están mal representados, de aquí que la diferencia entre valores medios sea significativa (tabla 5.32); también existen diferencias significativas del valor medio de la longitud del M¹ de la Cueva

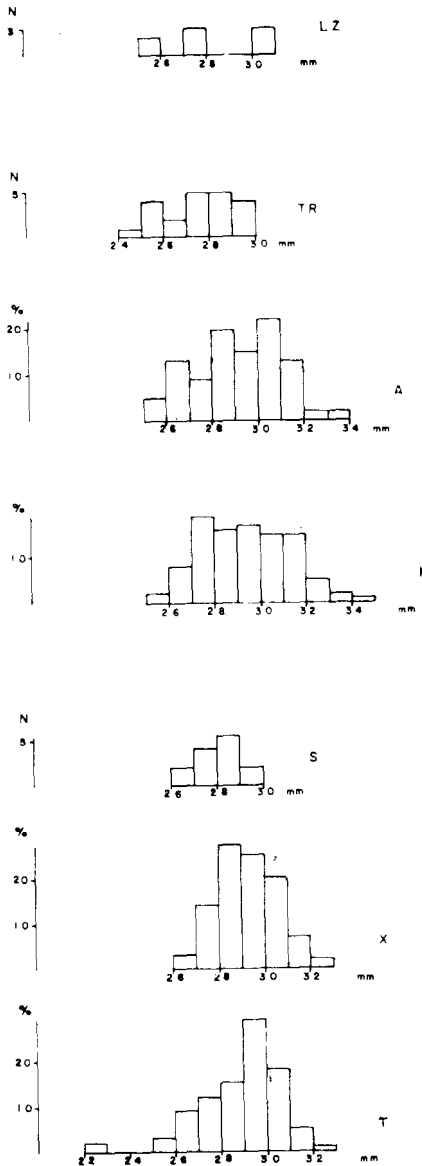


Figura 5.35.—Histogramas de la longitud absoluta del primer molar superior (1) de *Ursus spelaeus*. T, Cueva del Reguerillo; X, Cueva del Toll; S, Cueva de la Pasada; K, Cueva de Ekain; A, Cueva de Arrikutz; TR, Cueva de Troskaeta; LZ, Cueva de Lezetxiki.

M ¹												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
LZ	<											
TR	<	<				<	<	<	<		<	<
A												
S	<	<	<	<		<	<	<				
X				<								
T	<	<				<		<			>	>

Tabla 5.32.—Significación de diferencias entre valores medios de medidas del primer molar superior de *Ursus spelaeus*, según yacimientos.

de Ekain respecto al de los yacimientos de la Cueva de La Pasada (S), y, sobre todo, de la Cueva de Troskaeta (TR), cuyo histograma, en frecuencias absolutas, muestra un marcado corrimiento hacia los valores inferiores del recorrido de esta medida en Eain.

Respecto a los valores medios de las restantes medidas, se detectan valores significativamente menores (tabla 5.32), en la mayoría de los yacimientos: LZ (Lezetxiki), TR (Troskaeta), A (Arrikutz), S (La Pasada), X (El Toll) y T (El Reguerillo), aunque en este último yacimiento aparecen significativamente mayores los valores medios de las alturas del paracono (11) y metacono (12).

Segundo molar superior

(figs. 5.36, 5.37, 5.38 y 5.39)

En el borde labial aparece en primer lugar el paracono: cúspide alta que vista lateralmente posee un perfil triangular agudo, pudiendo, en ocasiones, estar precedida por una diminuta cúspide, que podría corresponderse con el parastilo. La cara externa del paracono es lisa y suavemente convexa; la interna es más irregular, bastante convexa, mostrando en una zona alineada con el vértice de la cúspide una región más abultada. Separado del paracono por un neto surco vertical, se encuentra el metacono que, con una altura notablemente menor, posee una morfología similar. Paracono y metacono, en todo su borde cortante, tienen unas crestas longitudinales, que

se unen en el surco que separa ambas cúspides. Tras el metacono puede aparecer una cúspide accesoria, morfológicamente similar aunque más pequeña, seguida de un reborde más marcado, a veces denticulado por la presencia de numerosas cúspulas separadas por finos surcos, fenómeno típico en las especies espéleas. Otras veces, tras el metacono se desarrolla un fino borde de poco relieve que, tras recorrer todo el borde posterior del diente, va hasta la región lingual del lóbulo posterior.

Al igual que en el primer molar superior, las cúspides del borde lingual de la corona son poco altas y forman una cresta más o menos continua, dependiendo de que se lleguen a desarrollar surcos verticales que las independicen. En primer

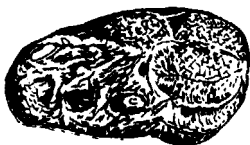


Figura 5.36.—El segundo molar superior de *Ursus etruscus* CUV. V-33 (dex.)

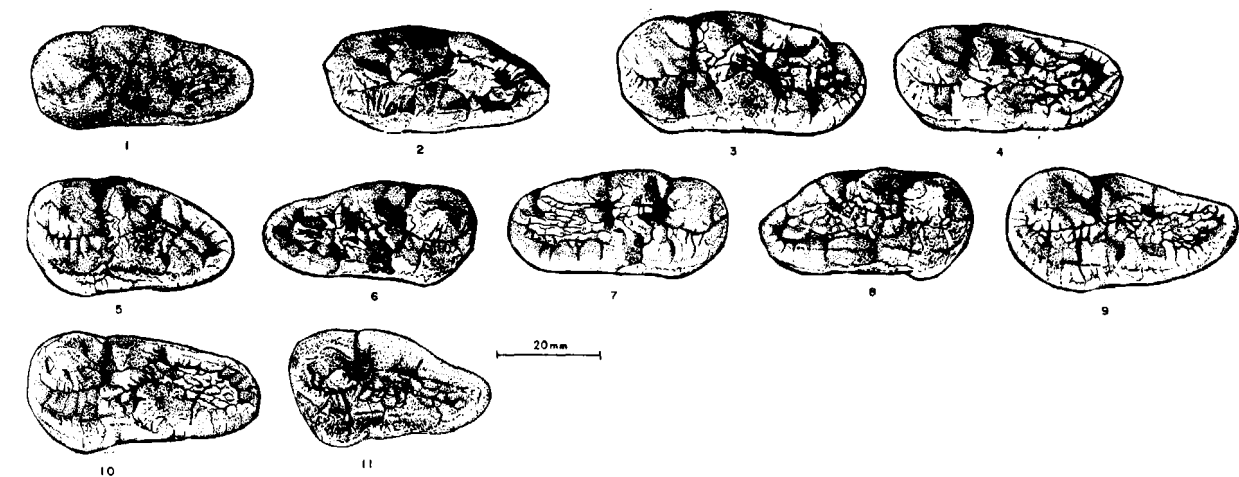


Figura 5.37.—El segundo molar superior de *Ursus deningeri* V. REICH: 1-SI (sin.); 2-PA (sin.); 3-B (sin.); 4-B-152 (sin.); 5-B-598 (sin.); 6-B-603 (dex.); 7-B-637 (dex.); 8-B-638 (dex.); 9-B-647 (sin.); 10-B-681 (sin.); 11-B-1047 (sin.); SI, Cueva de Santa Isabel; PA, Cueva de Pardaki; B, Cueva Mayor.

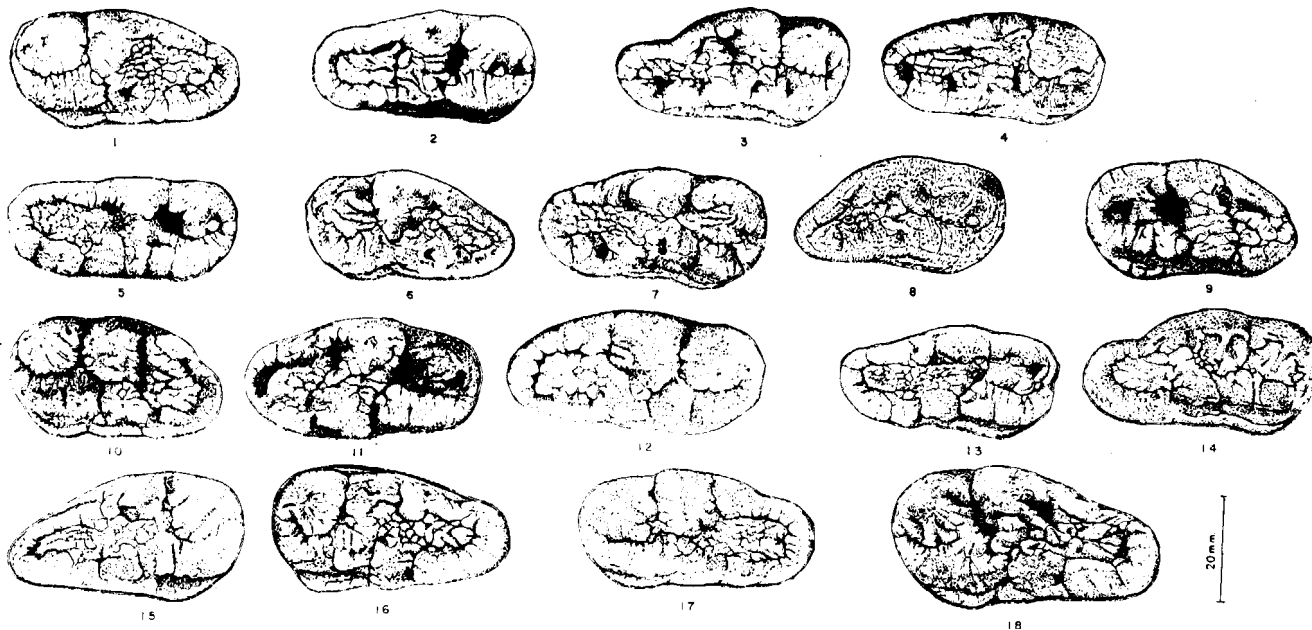


Figura 5.38.—El segundo molar superior de *Ursus spelaeus*: 1-S-1003 (sin.); 2-AB-IV (dex.); 3-UR-5 (dex.); 4-UR-6 (dex.); 5-LZ-94 (dex.); 6-TR-374 (sin.); 7-TR-378 (dex.); 8-TR-379 (dex.); 9-K-163 (sin.); 10-K-360 (sin.); 11-K-404 (dex.); 12-K-607 (dex.); 13-A-166 (dex.); 14-A-167 (dex.); 15-A-194 (dex.); 16-A-1524 (sin.); 17-AZ (sin.); 18-E-1 (sin.); S, Cueva de la Pasada; AB, Cueva de Aitzbitarte; UR, Cueva de Urnieta; LZ, Cueva de Lezetxiki; TR, Cueva de Troskaeta; K, Cueva de Ekain; A, Cueva de Arrikutz; AZ, Cueva de Artzen; E, Cueva de los Ermitons.

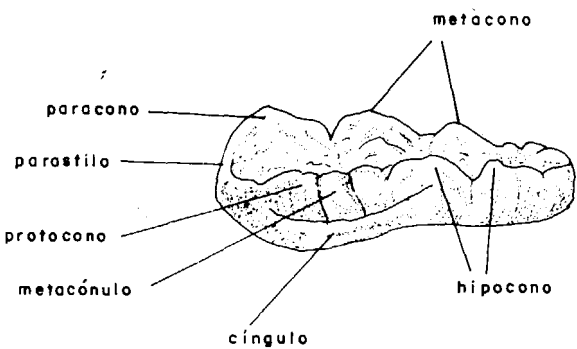
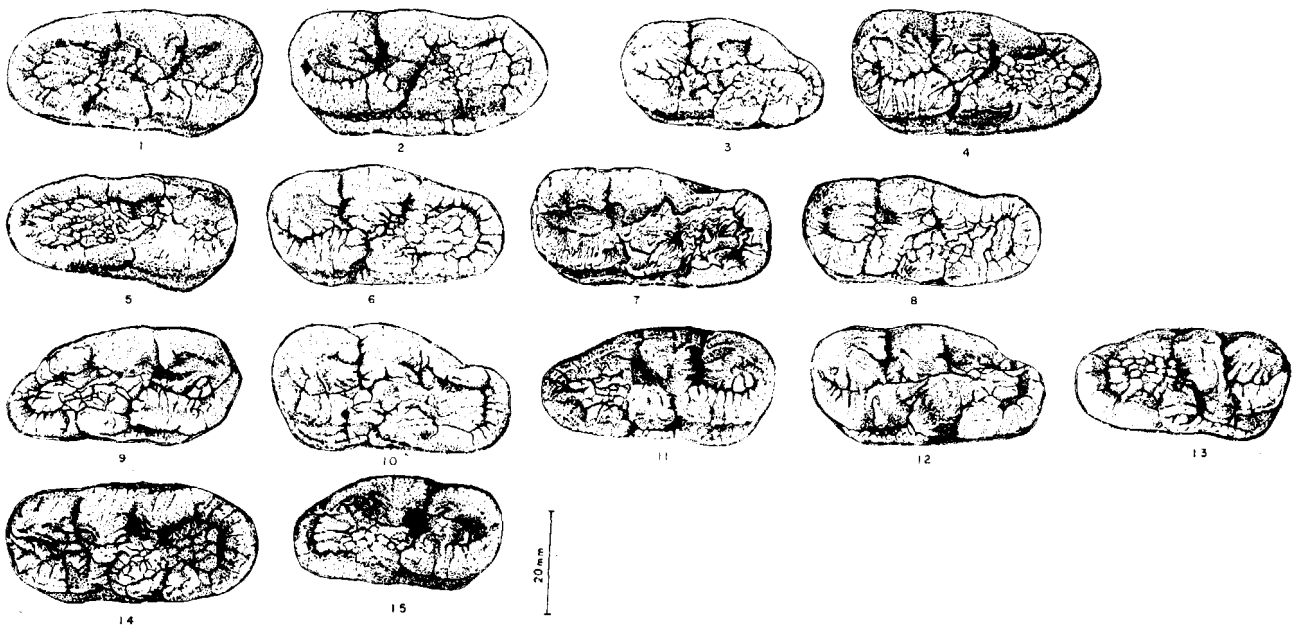


Figura 5.38 (continuación).—1-AR-855853 (dex.); 2-AR-866 (sin.); 3-X-1196 (sin.); 4-X-3078 (sin.); 5-T-764 (dex.); 6-T-1208 (sin.); 7-T-2536 (sin.); 8-T-2650 (sin.); 9-T-2899 (dex.); 10-T-3076 (sin.); 11-T-4168 (dex.); 12-T-4176 (sin.); 13-T-4177 (dex.); 14-T-5212 (sin.); 15-T-5213 (dex.); AR, Cueva de la Arbreda; X, Cueva del Toll; T, Cueva del Reguerillo.



Figura 5.39.—El segundo molar superior de *Ursus arctos* LIN.: 1-S-1033 (sin.); 2-LZ-100 (sin.); 3-LZ-102 (dex.); 4-FU-37 (sin.); S, Cueva de la Fuente; LZ, Cueva de Lezetxiki; FU, Cueva Fuminha.

lugar se sitúa el protocono, que visto desde el borde lingual posee un perfil triangular muy apla- nado con el vértice romo. La cara interna de la cúspide es suavemente convexa y más vertical que la externa, que se dirige oblicuamente con suavi- dad hacia el centro del diente. Tras el protocono aparece el metacónulo, cúspide muy corta, en sen- tido anteroposterior, separada del protocono por un surco vertical, que puede ser neto o casi in- apreciable, llegando a faltar en algunas ocasiones. Posee una morfología muy variable, pero puede definirse como una cúspide troncocónica. Tras el metacónulo se sitúa el hipocono, bastante más agudo que el protocono, de perfil triangular, con una arista posterior que desciende más oblicua- mente de como lo hace la anterior. Todo el borde labial de las cúspides del borde interno de la co- rona está surcado por gran cantidad de vermicula- ciones, que forman pequeños surcos; aparecen tam- bién un número variable de pequeñas cúspulas, con mayor densidad en la zona del surco trans- versal que separa el lóbulo anterior del talón.

La región posterior del talón está siempre muy desarrollada, y cerrada por una cresta de esmalte, que puede ser lisa o interrumpida por una gran cantidad de surcos verticales de pequeño tamaño, que forman un conjunto de numerosas cúspulas. Todo el centro de esta zona del segundo molar, destinada a ocluir con el tercer molar inferior, está repleta de crestas, cúspulas y denticulos, que fre- cuentemente, incluso en ejemplares fósiles, están coloreadas de negro por el sarro. La forma del lóbulo posterior, el número de cúspulas que re- cubren su centro o su reborde y el grado de tor- sión que muestra, son caracteres que varían fuer- temente según las especies, por ello serán tratados con detalle a la hora de realizar el estudio com- parativo.

El segundo molar superior sólo posee cíngulo en el borde interno, generalmente bajo el proto- cono e hipocono. Adopta diversas morfologías:

una banda lisa sin relieve separada del cuerpo de esmalte por un fino surco; una banda gruesa, lisa, una banda gruesa a la que superponen ridículas y/o cúspulas. Otras veces se trata de un fuerte saliente de planta triangular, que se proyecta ha- cia el paladar. Pero en todos los casos el cíngulo sobresale del contorno general de la corona, de forma que contribuye en buena parte de la an- chura del diente. Cuando forma un saliente trian- gular se obtienen anchuras desmesuradas de la región anterior de la corona, que en realidad no refleja la anchura afectiva de la superficie masti- catoria del diente.

El segundo molar superior posee cuatro raíces principales: la anteroexterna, correspondiente al paracono, la menos robusta, es cilíndrica y se im- planta verticalmente, adelgazándose suavemente hacia el apex que se incurva suavemente hacia den- tro. La raíz posteroexterna, que corresponde al metacono, ancha, deprimida transversalmente, con su borde anterior más ancho que el posterior; muestra una zona más o menos cóncava en la mi- tad posterior de su cara externa. En la zona inter- na se implanta una sólida raíz, que corresponde al conjunto protocono-hipocono. Vista transversal- mente presenta un perfil trapezoidal, cuyo lado menor constituye el apex; es transversalmente de- primida y su cara interna es cóncava en su mitad superior, siendo convexo el resto. Al lóbulo poste- rior del diente corresponde una gran raíz de gran tamaño, que vista desde arriba, en su posición anatómica real, muestra una forma de quilla de borde anterior fino, siendo mucho más grueso el posterior. Esta raíz se implanta en el centro del diente y paralelamente al eje de simetría longi- tudinal, coalesciendo en las cercanías de la corona con la raíz interna y con la postero externa.

Para el estudio comparativo de la morfología se emplearán dos tipos de criterios: uno morfoló- gico general, que virtualmente va dirigido al gra-

do de convergencia de las cúspides y a la morfolo- gía del talón; y otro morfológico de detalle, donde se analizarán cada una de las cúspides.

Ursus etruscus de Val d'Arno posee un segundo molar superior bien desarrollado. Destaca llama- tivamente la notable convergencia de las cúspides hacia el eje anteroposterior del diente. Posee un talón bastante voluminoso, que equivale a algo más de la tercera parte de la longitud total del diente. Todos los ejemplares de Val d'Arno se agrupan dentro del Grupo 6 de la figura 5.40, del que son característicos el contorno de corona subtriangular, con un suave surco entre el para- cono y metacono, y sobre todo el perfil convexo del borde externo del talón.

El único ejemplar de segundo molar superior de *Ursus etruscus*, procedente de la Puebla de Valverde, es morfológicamente algo más arcaico, ya que se sitúa dentro de las formas de talón corto con borde externo cóncavo, Grupo 4, con una mayor convergencia de cúspides y un talón algo más reducido que el de los osos de Val d'Arno.

El segundo molar superior de *Ursus deningeri* muestra una fragmentación en diversas morfolo- gías; fenómeno que parece ser característico de esta especie de transición. Predominan las formas espeloides, Grupos 6 y 7 de la figura 5.40. Hay una clara dominancia de formas espeloides esbel- tas, con un gran talón de borde externo convexo pudiendo, en ocasiones, aparecer una escotadura, seno o repliegue, cerca del ángulo posteroexterno del talón. Aparece un suave surco labial entre el lóbulo anterior del diente y el talón. El borde an- terior de diente es convexo. Suele mostrar un cíngulo interno marcado. Existe una frecuencia im- portante (28%), de formas hiperespéleas, Grupo 7 (fig. 5.40), caracterizado por un perfil rectangular con el borde anterior del diente recto, ausencia de surco labial entre la parte anterior del diente y el talón y pérdida de convergencia del borde ex- terno del talón, que se hace casi paralelo al borde interno. Puede aparecer una escotadura en la parte final del borde externo del talón que, a ve- ces, se resuelve en forma de repliegue. El cíngulo está siempre bien desarrollado. Existe una fre- cuencia relativamente importante (10%) de for- mas triangulares, que se caracterizan por mostrar un lado externo recto, mientras que el lado inter- no, que generalmente es recto y paralelo al eje anteroposterior del diente, se hace suavemente

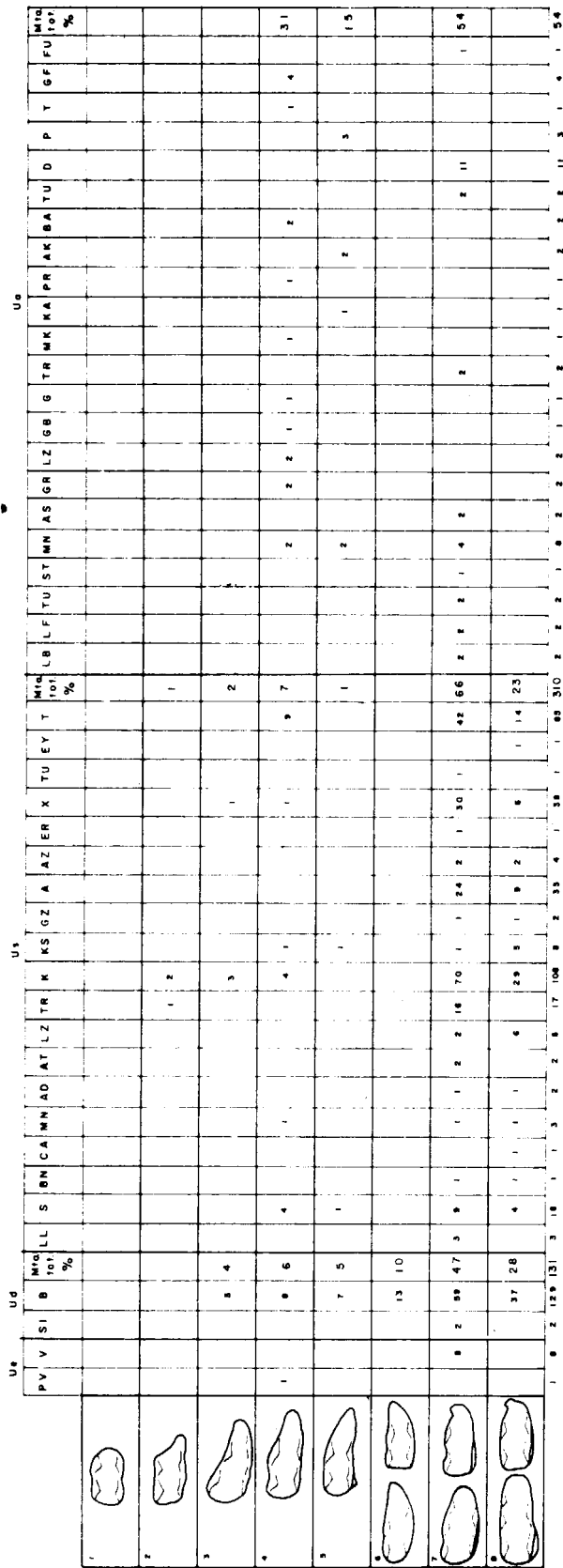


Figura 5.40.—Morfortipos de la forma general del segundo molar superior.

convexo y dirigido hacia la parte interna del diente, con borde anterior del diente convexo o recto, Grupo 5 (fig. 5.40). Esta morfología, que no es frecuente en estos dientes, cabría clasificarla como una variación de los Grupos 6 y 7. El resto de las morfologías son una serie de variaciones geométricas, que se ajustan a una descripción general de talón muy agudo y relativamente poco desarrollado: aparece un 5 por 100 de formas de talón muy agudo, regularmente desarrollado y con borde externo convexo (Grupo 4); un 6 por 100 de formas de talón relativamente reducido, de final redondeado y borde externo cóncavo (Grupo 4). Finalmente, un 4 por 100 de casos en los que la morfología del talón es similar a la del Grupo 3, pero el lóbulo posterior se hace menos importante (Grupo 2). Estas últimas (Grupos 2, 3 y 4) pueden clasificarse como formas arcaizantes.

El segundo molar superior de *Ursus spelaeus* posee una morfología bastante regular, ya que el 89 por 100 de los ejemplares se distribuyen entre las formas espéleas normales, Grupo 6 (66%), y las hiperespéleas, Grupo 7 (23%). Distribución que se conserva también intrapoblacionalmente. El resto de morfologías se reparten entre formas de talón reducido, aunque bien desarrollado con terminación redondeada (7%), Grupo 3, o con terminación aguda (1%), Grupo 4. Existe una frecuencia reducida de formas arcaicas, de talón muy agudo (2%), Grupo 2, o de talón prácticamente sin lóbulo posterior (1%), Grupo 1, que prácticamente sólo se presenta en el gran yacimiento de la Cueva de Ekain, en el que la gran cantidad de piezas extraídas favorece estadísticamente la aparición de formas arcaizantes, que representan una fracción mínima (4%) del total de las morfologías existentes en el yacimiento.

El segundo molar superior de *Ursus arctos* muestra una morfología general constante, predominan las formas del Grupo 6 (43%), con el lóbulo posterior del talón menos desarrollado que en las especies espéleas. Nunca existe surco o repliegue en la parte posterior del borde externo del diente, la longitud del lóbulo es proporcionalmente menor. También son frecuentes las morfologías con borde externo del diente cóncavo y borde posterior redondeado (30%), Grupo 3. Las formas de talón muy agudo son poco frecuentes (14%), Grupo 4, siendo francamente raras (9%) las formas de diente de bordes paralelos, Grupo 7.

Este molar presenta una curiosa torsión, que se

localiza básicamente en el talón, y de forma más marcada en su región posterior. Esta torsión puede definirse como un giro de dentro a fuera, alrededor del eje anteroposterior del diente.

En el segundo molar superior de *Ursus deningeri*, el talón también muestra una torsión bastante menor que en *Ursus spelaeus*, además tiende a concentrarse en la mitad posterior del lóbulo; un 60 por 100 de la muestra posee una torsión que afecta sólo a la mitad posterior del lóbulo, un 25 por 100 muestra torsión que afecta a todo el lóbulo, mientras que en un 15 por 100 de la muestra no existe torsión o es muy débil. En el segundo molar de *Ursus deningeri* aparece un aspecto morfológico nuevo: si se intenta horizontalizar esta pieza, tomando como referencia el borde inferior lingual del esmalte, elegido éste por ser el más rectilíneo, se observa que la superficie oclusiva del lóbulo posterior está en un plano más inferior que el que se observa en *Ursus spelaeus*. En la mandíbula de *Ursus deningeri*, el tercer molar inferior también se inclina marcadamente hacia abajo y hacia dentro.

El segundo molar superior de *Ursus etruscus* muestra una torsión muy leve. El tercer molar inferior o está horizontal o se inclina algo hacia abajo y hacia dentro. En *Ursus arctos* ambos fenómenos son de una magnitud equivalente a la que se observa en *Ursus etruscus*.

Se pasará a continuación a tratar las morfologías de detalle: en *Ursus etruscus*, las cúspides del segundo molar superior poseen una morfología extremadamente simple, con una marcada convergencia hacia la parte interna del diente, de forma que existe una diferencia notable entre el área ocupada por la superficie oclusal efectiva, cuando el diente no está desgastado, y el área total de la corona. El paracono es siempre una cúspide única, que vista lateralmente presenta una forma triangular no muy alta y bastante aguda. La cara externa de la cúspide es levemente convexa, la interna abultada y una cresta recorre toda la cúspide. El metacono es también único, separado por un profundo surco del paracono. Posee una morfología similar a la de éste, aunque es menos alto. Del metacono parte una cresta de muy poco relieve que bordea todo el borde externo del diente, aunque en el ejemplar de la Puebla de Valverde no se aprecia. Todo el borde lingual está ocupado por una cresta que se divide en dos partes: una anterior, poco elevada y aguda, con su cara exter-

na casi vertical y su cara interna más oblicua, el protocono; un fino surco insinúa la existencia de metaconulo. Tras el conjunto protocono-metaconulo y separado de él por un surco bien marcado, que afecta casi toda la altura de la corona, se presenta el hipocono: cúspide de perfil triangular y bastante aguda, que se coloca en una posición más alejada del eje anteroposterior del diente, de lo que lo hace el protocono. En un caso el hipocono está duplicado. Detrás del hipocono se desarrolla un reborde de esmalte, que muestra un fino denticulado, que va a unirse al que limita el borde posterior del diente.

El surco anteroposterior entre paracono y protocono-metaconulo es liso, o muestra rímulas casi microscópicas, que en la zona del talón se orientan, más o menos, en sentido anteroposterior, son más numerosas y poseen un relieve mayor. En tres casos se detecta un esbozo de cingulo, rugoso y de muy poco relieve bajo el paracono y metacono. En el borde lingual de la corona, siempre aparece bien desarrollado, aunque muy fino, bajo el protocono e hipocono. Tras el hipocono asciende hasta coalescer con la cresta que bordea toda la superficie oclusiva del diente. El cingulo es casi imperceptible en el ejemplar de la Puebla de Valverde, mientras que en los ejemplares de Val d'Arno es más grueso y puede mostrar cúspulas muy pequeñas. Toda la cara lingual del protocono está finamente marcada por arrugas en el esmalte. En *Ursus etruscus* el borde anterior del diente es abierto, en «uve».

En *Ursus deningeri* ya se observan importantes cambios morfológicos: el paracono aumenta de tamaño, aunque conserva la morfología triangular, ya no se inclina hacia dentro, sino que es sensiblemente vertical. La cara externa se hace fuertemente convexa, la interna se abulta fuertemente. La arista que recorre todo su borde cortante, en vez de ser lisa y estrecha, como en *Ursus etruscus*, se hace más gruesa estando, a veces, marcada por una serie de finísimos surcos verticales que crean denticulos. En ocasiones (19%) la cúspide principal está precedida de otra de tamaño mucho más pequeño (parastilo), que se sitúa directamente sobre la cresta citada, el metacono. Está separado del paracono por un gran surco vertical y en su base puede alojarse alguna cúspula.

El metacono raramente es único (6%); normalmente está duplicado (81%), pudiendo llevar detrás hasta dos cúspides accesorias de tamaño de-

creciente (13%). Tras la cúspide o cúspides, que componen el metacono, se desarrolla un potente reborde de esmalte, que se une al que rodea el borde posterior del diente. Este reborde puede ser liso (40%) o denticulado (60%), por la presencia de unos finos surcos verticales, que independizan una serie de cúspulas, de número y tamaño totalmente variables. La morfología del metacono es idéntica a la del paracono, aunque es notablemente más corto y bajo que éste. Mientras que en el segundo molar de *Ursus etruscus*, las aristas que coronan paracono y metacono y que coalescen en el surco que separa ambas cúspides, prácticamente se alinean, formando una línea recta paralela al eje anteroposterior del diente. En *Ursus deningeri* las aristas del paracono y la de la primera cúspide del metacono, forman dos líneas curvas con la concavidad hacia dentro, uniéndose en el surco que separa ambas cúspides.

El borde anterior de la corona, aunque abierto, no lo es tanto como en *Ursus etruscus*, ya que el esmalte se levanta en esta zona. El surco anteroposterior alcanza el borde anterior del diente.

En el borde lingual del diente existe una alineación irregular, formada por el conjunto protocono-metacono y el hipocono, que es más irregular que en *Ursus etruscus*: el protocono suele estar independizado por un surco neto; el metaconulo está presente en el 79 por 100 de los casos, el protocono, a veces (3%), está dividido en dos por un surco neto. Normalmente es único, bastante alto, transversalmente aplastado aunque bastante largo, con una cara lingual casi vertical, surcada por rugosidades verticales. La cara labial, algo más inclinada, muestra numerosas rugosidades, que se prolongan hasta la arista que recorre todo el borde cortante de la cúspide, produciéndole un fino denticulado. El metaconulo tiene características muy similares a las del protocono al que está adosado, estando su tamaño comprendido entre la mitad y un tercio de la longitud del protocono. El hipocono, netamente separado por un surco anterior bien marcado del conjunto protocono-metaconulo, suele estar duplicado (71%); raramente (1%) es único, estando la cúspide menor que la acompaña, en ocasiones descompuesta en una, dos o tres cúspulas bien marcadas (28%). La cúspide principal del hipocono es mucho más estrecha, aunque algo más alta que el protocono. De perfil triangular, con un vértice agudo. La cara lingual es casi vertical y la cara externa más tendida y abultada. La

cúspide accesoria al hipocono puede ser similar a la que la precede y está separada de ella por un surco bien marcado, existiendo otro surco que la independiza en su zona posterior. En otras ocasiones, aparece sólo como una elevación del reborde de esmalte que cierra la zona oclusal, simplemente adosado a la cúspide principal del hipocono. Tras el conjunto de cúspides que constituyen la región del hipocono, se desarrolla un reborde de esmalte que cierra la zona oclusal, simconjunto continuo con el que recorre la parte posterior del diente y el que se sitúa tras el metacono. El surco antero-posterior, que recorre todo el diente, es muy angosto entre paracono y protocono-metacónulo, con sus márgenes totalmente recubiertas por rídul y cúspulas que, a veces, producen elevaciones de relativa importancia. Frente al metacono e hipocono se desarrollan numerosas cúspulas, que en ocasiones son punzantes. El lóbulo posterior del diente está generalmente recorrido por rídul gruesas y altas que tienden a alinearse paralelas al eje anteroposterior del diente. El cingulo falta en el lado lingual o está muy mal representado en un 13 por 100 de los casos estudiados, estando bien desarrollado en los restantes, aunque sólo bajo el protocono y parte de la primera cúspide del hipocono. Suele variar fuertemente de tamaño, según los ejemplares, pasando de una fina lámina de esmalte liso o delicadamente denticulado, a un grueso reborde poblado de cúspulas, que puede dar un gran saliente triangular bajo el protocono, exagerando la anchura real del diente. Nunca aparece, ni tan siquiera como un esbozo en el borde labial de la corona.

El segundo molar superior de *Ursus spelaeus* constituye la máxima expresión del gigantismo, que se desarrolla de forma progresiva en la línea evolutiva *Ursus etruscus* - *Ursus deningeri* - *Ursus spelaeus*, con una gran complicación de las cúspides, por el desarrollo de gran cantidad de cúspulas accesorias.

El paracono es una cúspide enorme. Vista labialmente, tiene perfil triangular con un vértice extremadamente romo. La cara externa es convexa y la interna enormemente abultada. La cúspide es prácticamente vertical, mostando una arista gruesa y lisa que recorre su borde, teóricamente cortante. A veces (4%) está precedida por otra de pequeño tamaño (¿parastilo?). El metacono, generalmente está desdoblado en dos cúspides morfológicamente muy similares (67%), de perfil triangular,

relativamente agudas, la segunda mucho menor que la primera, que es del orden de la mitad del paracono. La frecuencia relativamente alta (33%) de molares con metacono único, está justificada por la existencia, probablemente endémica, de numerosos ejemplares con esta característica, en el yacimiento de Cueva Ekain (K), que elevan notablemente la frecuencia de formas con metacono simple. En este yacimiento la segunda cúspide del metacono está constituida por un engrosamiento en el reborde de esmalte, que contornea la superficie oclusiva. En el metacono de *Ursus spelaeus* se produce un cambio topográfico importante, ya que la cara externa de esta cúspide, en vez de ser prácticamente vertical, como ocurre en *Ursus deningeri*, se inclina marcadamente hacia dentro, de forma que la cúspide roma del metacono se sitúa más hacia el interior del diente. Con ello la alineación de las aristas que recorren el borde cortante del paracono y metacono que formaba casi una línea recta en *Ursus etruscus* y en *Ursus deningeri*, dos medias lunas con la concavidad hacia dentro, en *Ursus spelaeus* se unen en el surco que separa las dos cúspides. Pero el extremo posterior de la cresta del paracono se sitúa algo más hacia el interior del diente que el extremo anterior de la cresta del metacono, formando una línea quebrada. La segunda cúspide del metacono, generalmente, muestra también su cara externa inclinada hacia dentro.

El borde lingual está formado por una serie de cúspides bajas y alargadas separadas por surcos netos. En primer lugar se sitúa el protocono: cúspide alargada, triangular aplanada, con una cara lingual vertical surcada de finas arrugas de esmalte, la cara externa inclinada hacia el interior del diente. Al lado del protocono se encuentra siempre un importante metacónulo, presente en el 99 por 100 de los casos; separado por un fino surco vertical que baja hasta el cingulo. Es mucho más robusto que en *Ursus deningeri*, ya que es casi del mismo tamaño que el protocono, poseyendo una morfología similar a la de éste. Separado por un surco muy neto aparece el hipocono, generalmente duplicado por otra cúspide posterior idéntica, aunque más pequeña (75%). En otras ocasiones la cúspide posterior se descompone en varias cúspulas de buen tamaño (8%). Más raramente (17%) aparece sólo una cúspide en la zona del hipocono, fenómeno que parece concentrarse en tres yacimientos del borde Costero-Cantábrico: Cueva Ekain (K), Cueva de Lezetxiki (LZ) y Cueva de La Pasa-

da (S), posiblemente se trate de fenómenos endémicos. La morfología del hipocono es triangular aguda, pudiendo ser su borde liso o denticulado, debido a la existencia de pequeños surcos verticales.

La situación topográfica de las cúspides que componen el hipocono es variable, pero forman con el conjunto protocono-metacónulo un ángulo. Es decir, se pierde la alineación de estas cúspides observadas en *Ursus etruscus* y *Ursus deningeri*: en este diente, la arista del protocono-metacónulo forma una línea curva con la convexidad hacia la zona labial, de forma que el extremo posterior está en el interior del diente. Este extremo muere en el surco que lo separa del hipocono, cuyas crestas se dirigen, formando una línea más o menos recta, hacia la región lingual, de forma que la segunda cúspide del hipocono, cuando existe, se suele situar sobre el borde interno del diente. En *Ursus deningeri* el conjunto protocono-metacónulo-hipocono forma una línea casi recta y raramente el protocono-metacónulo se incurva hacia dentro, pero siempre la primera cúspide del hipocono está sobre el lado lingual del diente, mientras que en *Ursus spelaeus* suele situarse más hacia el interior de la corona.

Tras el hipocono se desarrolla un reborde de esmalte, que uniéndose con el de la región posterior del diente y con el que se desarrolla tras el metacono, cierran toda la corona con un reborde muy alto, generalmente mucho más irregular que el que se observa en *Ursus deningeri*. Faltan las formas lisas, estando el reborde dividido en un sinnúmero de pequeños lóbulos que, a veces, se levantan notablemente, dando cúspulas. El surco anteroposterior que recorre todo el diente está formado por una fina línea entre el paracono y protocono-metacónulo, con una serie de rídul de fuerte relieve, que se sitúan perpendiculares a él, como nervaduras de las cúspides que lo limitan. Entre el metacono e hipocono aparecen cúspulas, en número y tamaño fuertemente variables, muchas de ellas adosadas a las caras internas de las cúspides. En la zona del lóbulo posterior, las rídul que se observan en *Ursus deningeri* han aumentado transversalmente de volumen, pasando a constituir un amasijo de cúspulas más o menos agudas, en las que muchas veces se puede adivinar la alineación longitudinal, que se apreciaba netamente en las rídul de esta zona en *Ursus deningeri*.

En todos los ejemplares estudiados aparece claramente un cingulo en el borde lingual de la corona. Es, generalmente, mucho más robusto que el que se observa en *Ursus deningeri*, ancho bajo todo el protocono-metacónulo y parte o toda la primera cúspide del hipocono; su borde libre suele estar erizado de una enorme cantidad de microcúspulas coalescentes.

El borde anterior del diente está cerrado por una cresta de esmalte compuesto por cúspulas coalescentes, separadas por finos surcos, otras veces es liso.

El segundo molar superior de *Ursus arctos* (figura 39), es un diente morfológicamente sencillo, que recuerda en cierta forma al de *Ursus etruscus*, del cual, no obstante, lo separan bastantes características morfológicas. El paracono es único, alto, más que en *Ursus etruscus*, siendo más vertical. La cara externa es cóncava, la interna es algo abultada, mucho menos que en *Ursus deningeri* y *Ursus spelaeus*, ya que lo es normalmente sólo en su base. En ocasiones (12%) se aprecia una diminuta cúspula que antecede al paracono (¿parastilo?), situada sobre la arista anterior del paracono, que se une insensiblemente con una fina arista que cierra todo el borde anterior del diente, detalle en que también difiere de *Ursus etruscus*. El metacono es bastante similar al paracono, poseyendo en un 10 por 100 de los casos estudiados, una segunda cúspide posterior muy pequeña. Cuando aparece sólo una cúspide, su arista posterior es, generalmente, más tendida que en las otras especies. Las aristas del paracono y metacono no se alinean como lo hacen en *Ursus etruscus*, sino que la del paracono forma una leve semiluna, cóncava hacia dentro, de forma que su extremo posterior se sitúa hacia la parte interna del diente. La arista del metacono es recta y solapa, por fuera, a la posterior del paracono.

En el borde interno de la corona aparece una arista recta, cortante, continua desde el protocono al hipocono. El protocono es una cúspide alargada, muy roma, siempre sencilla, identificándose el metacónulo sólo en el 24 por 100 de los casos estudiados. La cara lingual es oblicua, al igual que la cara labial, formando una cuña casi simétrica; el lado interno es algo más largo. Sobre el lado labial del protocono se suelen desarrollar finas rídul. No existe una separación neta entre protocono e hipocono, a veces aparece un finísimo surco vertical. El hipocono suele ser único, trian-

gular y más alto y agudo que el protocono; su cara lingual es prácticamente vertical, mientras que su cara labial es abultada, dirigiéndose oblicuamente hacia dentro. Tras el hipocono se desarrolla una fina arista de esmalte, que cierra totalmente el lóbulo posterior del diente, ya que forma un borde continuo junto con el que parte del límite posterior del metacono.

En algunas ocasiones (12%) se observa una pequeña cúspide también triangular, que sucede al hipocono y que puede considerarse como un pequeño desdoblamiento de éste.

Existe un surco anteroposterior que recorre todo el diente. Entre paracono y protocono es lineal, con una serie de rímulas perpendiculares que «apuntalan» a las cúspides. Se amplía cuando alcanza al borde anterior del diente y en esta zona el esmalte se levanta levemente, con una serie de rizaduras, intentando un cierre de la cara oclusal, que se logra casi plenamente. Entre el metacono e hipocono este surco está invadido por cúspulas, que se apoyan sobre las cúspides que lo limitan. En el lóbulo posterior aparecen una serie de rímulas abultadas que parecen no seguir ninguna ordenación.

El cíngulo está presente en el 82 por 100 de los casos estudiados. Es de magnitud muy variable, ya que va desde un leve abultamiento del esmalte a una banda con fuerte relieve, siempre mucho menor que en las especies espéleas, a ella van a morir los finos surcos verticales que recorren las caras palatales de paracono y metacono, determinando en ocasiones la aparición de pequeñas cúspulas. Al igual que en las otras especies ya estudiadas, el cíngulo se extiende bajo el protocono y todo o parte del hipocono.

Sobre el segundo molar superior se tomaron las siguientes medidas: 1) longitud absoluta; 2) longitud del paracono; 3) longitud del metacono; 4) anchura del lóbulo anterior; 5) anchura del lóbulo posterior, medida directamente tras la primera cúspide del metacono; 6) distancia entre el paracono y el protocono; 7) distancia entre protocono e hipocono; además se calcularon dos índices; 8) relación porcentual entre la anchura del lóbulo anterior y la longitud absoluta del diente (4/1%), y 9) relación porcentual entre las longitudes del metacono y paracono (3/2%).

Los histogramas de la longitud del segundo molar superior (fig. 5.41) son muy significativos: sal-

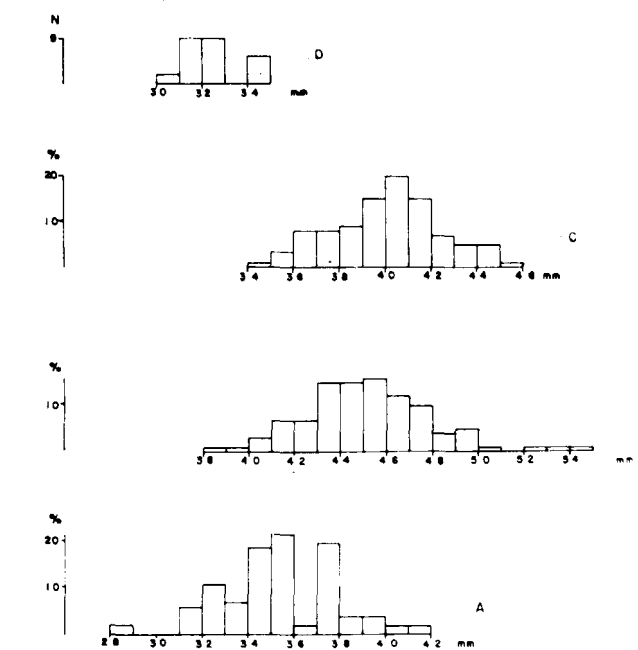


Figura 5.41.—Histogramas de la longitud absoluta del segundo molar superior. A, *Ursus arctos*; B, *Ursus spelaeus*; C, *Ursus deningeri*; D, *Ursus etruscus*.

ta a la vista el pequeño tamaño del segundo molar superior de *Ursus etruscus*, que sólo se solapa con un 1 por 100 de la población de *Ursus deningeri*, estando fuertemente separado de *Ursus spelaeus*. Entre *Ursus deningeri* y *Ursus spelaeus* el solapamiento de las dos distribuciones de la longitud del M² es francamente alto: el 75 por 100 de los valores más elevados de esta medida se engloban por encima del límite inferior de la del recorrido de la muestra de *Ursus spelaeus*, mientras que el 65 por 100 de la población de *Ursus spelaeus* queda por debajo del límite superior del recorrido de la muestra de *Ursus deningeri*. La distribución de *Ursus arctos* se solapa muy poco, 12 por 100, con la de *Ursus spelaeus*; mucho más con la de *Ursus deningeri*, 75 por 100, existiendo un solapamiento casi equivalente, 78 por 100, entre la muestra de *Ursus deningeri* y la de *Ursus arctos*. Entre *Ursus etruscus* y *Ursus arctos* existe un solapamiento total. El recorrido de la muestra de *Ursus etruscus* queda comprendido en el de *Ursus arctos*. Las distribuciones muestran una kurtosis irregular, ya que parece ser alta en el *Ursus deningeri*, moda 40 mm. Es baja y da un aspecto platikú-

tico en *Ursus spelaeus*, moda 45 mm. Finalmente, existe una clara bimodalidad en la distribución de *Ursus arctos*, con dos modas muy netas en las clases de 35 y 37 mm., sólo existe un ejemplar medido que esté sobre la clase de 36 mm.; esto sugiere la existencia de dimorfismo.

Los histogramas de la anchura del lóbulo anterior del segundo molar superior (4), (fig. 5.42) ponen de manifiesto la notable diferencia métrica que existe entre el grupo *Ursus arctos*-*Ursus etruscus* y *Ursus deningeri*-*Ursus spelaeus*, aunque los solapamientos no dejan de ser, como es habitual, importantes. Buena parte de las medidas de *Ursus etruscus* quedan comprendidas en el recorrido de *Ursus deningeri*, e incluso algunas se colocan por encima del límite inferior del recorrido de la muestra de *Ursus spelaeus*, quedando holgadamente englobadas en el recorrido de *Ursus arctos*. Entre *Ursus deningeri* y *Ursus spelaeus*, y viceversa, existen solapamientos muy importantes (81 y 66%), aunque he de hacer notar que especialmente en esta medida, estos solapamientos se deben a los valores extremos de cada distribución, mientras que las modas, 20 mm. para *Ursus deningeri* y 22-23 mm. para *Ursus spelaeus*, están netamente separadas por amplios intervalos métricos. Algo

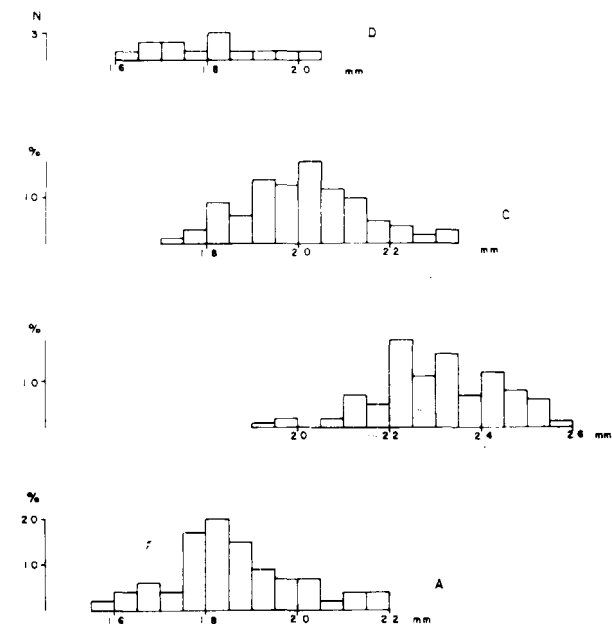


Figura 5.42.—Histogramas de la anchura del lóbulo anterior del segundo molar superior (4). A, *Ursus arctos*; B, *Ursus spelaeus*; C, *Ursus deningeri*; D, *Ursus etruscus*.

similar ocurre en la distribución de la anchura del lóbulo anterior del M² de *Ursus arctos*, que posee una moda muy neta sobre la clase correspondiente a los 18 mm., pero con un solapamiento del 88 por 100 con *Ursus deningeri* y de 33 por 100 con *Ursus spelaeus*. Mientras que el 91 por 100 de la distribución de *Ursus deningeri* y el 17 por 100 de la de *Ursus spelaeus*, quedan comprendidos en el recorrido de la muestra de *Ursus arctos*.

Los cálculos estadísticos realizados sobre las medidas e índices de los segundos molares superiores de las distintas especies aparecen en: Tabla 5.33 (*Ursus etruscus*), tabla 5.34 (*Ursus deningeri*), tabla 5.35 (*Ursus spelaeus*) y tabla 5.36 (*Ursus arctos*). De una manera más simplificada se ha representado las diferencias logarítmicas entre los valores medios de medidas e índices de los segundos molares superiores de cada especie (fig. 5.43). Resulta evidente que las diferencias siempre se decantan hacia el segundo molar superior de *Ursus spelaeus*, que es el mayor y se ha tomado como referencia. Son particularmente notables las diferencias en las medidas longitudinales longitud absoluta (1), longitudes del paracono (2) y metacono (3), haciéndose menores en las medidas transversales (anchuras del lóbulo anterior (4) y del talón (5). En concreto, las anchuras del talón son bastante similares en *Ursus etruscus*, *Ursus arctos* y *Ursus deningeri*. Existe siempre un claro escalonamiento métrico en los valores medios de las medidas, y *Ursus deningeri* está netamente diferenciado, en cuanto a talla, del oso de las cavernas, del que está más próximo que *Ursus arctos* o que *Ursus etruscus*, que con diferencia es el más pequeño. En las diferencias de los valores medios de los índices, se vuelve a detectar un claro fenómeno, que ya se había hecho notar en el primer molar superior: los valores medios de los dos índices son netamente mayores en *Ursus etruscus* y *Ursus arctos* que los de *Ursus spelaeus*. En *Ursus deningeri* se produce un reparto, ya que aunque la relación porcentual de la anchura del lóbulo anterior (4) a la longitud (1) resulta menor que en *Ursus spelaeus*, la relación porcentual de la longitud del metacono (3) a la del paracono (2) es netamente mayor que en el M² de *Ursus spelaeus*. Está claro que en el segundo molar del oso de las cavernas se produce un aumento de la longitud, destinada a cumplir misiones poco habituales en un carnívoro. Parece ser que en el segundo molar superior se hiperdesarrolla el talón, en concreto su parte posterior, dando una superficie de poco

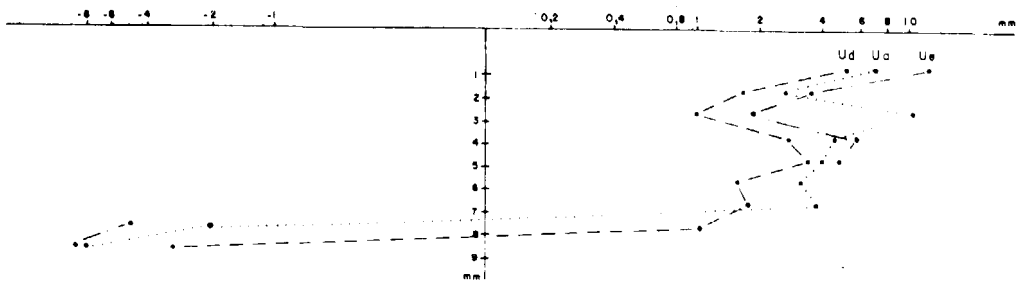


Figura 5.43.—Representación semilogarítmica de las diferencias existentes entre los valores medios de medidas e índices del segundo molar superior; tomados como referencia los de *Ursus spelaeus*.

	PV	V			
		μ	σ	N	$V_i - V_s$
1	28,5	32,3	1,34	15	30,5 - 34,5
2	8,2	10,5	0,87	12	9,0 - 12,0
3	7,7	9,6	1,43	12	8,3 - 12,6
4	16,6	18,0	1,12	13	16,4 - 20,0
5	13,8	15,8	0,88	12	14,3 - 16,8
6	8,6			4	7,7 - 9,3
7	9,2			4	10,0 - 11,3
8	58,0	56,0	3,00	13	52,0 - 61,0
9	94,0	92,0	10,0	12	77,0 - 105,0

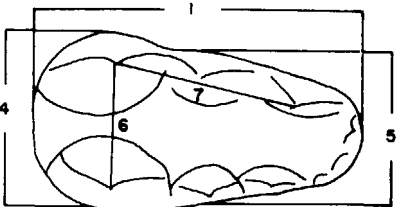


TABLA 5.33.—Medidas e índices del segundo molar superior de *Ursus etruscus*

	PA	SI		LZ	B				
	n = 1	n = 2		n = 1	μ	σ	N	$V_i - V_s$	
1	45,0	44,0	44,7	41,5	40,1	2,53	144	34,9	47,2
2	13,2	11,2	12,2	12,5	12,2	1,21	149	9,0	16,6
3	12,3	8,3	11,0	10,8	10,4	1,16	140	7,5	12,6
4	21,5	15,8	17,0	21,2	20,3	1,82	154	17,4	29,2
5	18,7	14,1	13,2	17,5	15,9	1,23	147	14,0	19,1
6	13,0			12,3	11,6	0,82	74	10,0	13,4
7	11,8	13,0	12,6	14,2	13,0	1,43	75	10,6	16,0
8	48,0		42,0				141	41,0	55,0
9	53,0	90,0		86,0	86,0		134	61,0	111,0



TABLA 5.34.—Medidas e índices del segundo molar superior de *Ursus deningeri*

	LL	S				BN		CA		MO		AD		AB	AT	UR	
	n = 1	μ	σ	N	$V_i - V_s$	n = 4		n = 3		n = 2		n = 2		n = 1		n = 1	n = 3
1	44.2	44.7	1.58	21	40.0 - 46.7	44.2	46.7	46.2 - 49.0		43.0	44.2	42.5	45.8	42.6	44.5	43.2	45.6
2		13.7	0.67	21	12.7 - 14.8	13.0	14.4					13.5	14.4	13.8	13.0	12.1	13.3
3		11.4	0.82	22	9.6 - 13.0	12.2	12.4					10.2	12.7	12.2	11.5	10.2	12.6
4	22.5	22.7	1.21	22	21.2 - 26.2	23.0	24.4	23.0 - 24.4			24.0	22.3	21.8	2.5	23.1	21.5	22.2
5	17.2	20.2	1.04	22	17.5 - 22.4	19.5	20.8	20.5 - 22.2			22.0	20.8	21.4	18.3	20.8	18.2	18.5
6		12.3	0.68	13	11.2 - 13.5		11.3					11.3	12.3	11.5	12.0	11.8	12.5
7		13.1	1.40	13	11.1 - 15.6		12.5					14.2	13.9	12.8	13.8	14.0	15.5
8	51.0	51.0		21	47.0 - 54.0	51.0	52.0	49.0 - 50.0			56.0	52.0	48.0	50.0	52.0	49.0	50.0
9		83.0		21	71.0 - 93.0	85.0	95.0					76.0	88.0	88.0	88.0	84.0	101.0

TABLA 5.35.—Medidas e índices del segundo molar superior de *Ursus spelaeus*

	LZ				TR				K				KS				GZ	A			
	μ	σ	N	$V_i - V_s$	μ	σ	N	$V_i - V_s$	μ	σ	N	$V_i - V_s$	μ	σ	N	$V_i - V_s$	$n=3$	μ	σ	N	$V_i - V_s$
1	46,1	2,82	9	42,3 - 51,8	43,5	3,00	25	41,1 - 49,0	45,3	2,54	111	40,0 - 51,5	42,8	2,39	13	39,6 - 43,7	42,1 - 44,6	44,7	6,10	64	41,3 - 54,6
2	13,9	1,11	9	11,8 - 15,6	13,5	0,90	22	12,6 - 15,3	14,1	1,04	127	12,0 - 16,7	12,9	0,83	11	11,6 - 14,0	11,3 - 13,4	14,0	1,82	32	11,5 - 19,9
3	12,3	1,39	9	10,6 - 13,5	12,2	1,21	22	11,6 - 13,6	11,6	1,37	120	7,8 - 14,9	11,5	1,11	11	9,4 - 13,3	8,8 - 11,3	11,5	1,83	32	9,0 - 13,2
4	22,3	2,11	9	20,5 - 26,4	22,1	1,33	23	21,3 - 24,9	23,3	1,29	139	20,5 - 26,6	22,6	1,26	13	20,5 - 25,8	21,0 - 23,2	23,5	1,67	64	22,1 - 28,5
5	19,8	2,25	9	17,8 - 23,0	18,6	1,17	23	16,5 - 20,7	21,0	2,13	123	17,7 - 24,4	19,5	1,46	13	17,2 - 21,5	19,8 - 20,6	18,5	1,88	62	16,0 - 24,0
6	12,5	1,12	7	10,6 - 13,5	12,6	0,97	17	11,8 - 13,8	12,9	1,07	116	11,1 - 16,7	12,2		5	11,5 - 13,8	12,4 - 13,3	13,1	0,81	26	11,9 - 15,0
7	14,3	0,51	7	13,5 - 15,0	14,0	1,31	17	12,1 - 18,1	14,9	1,26	113	11,5 - 18,7	13,4		5	11,9 - 14,8	13,4 - 14,6	14,5	1,29	26	12,2 - 17,1
8	48,0		7	43,0 - 52,0	51,0		21	48,0 - 54,0	52,0	2,00	111	47,0 - 59,0	52,0		13	50,0 - 54,0	52,0 - 52,0	50,0		30	35,0 - 63,0
9	88,0		7	73,0 - 102,0	90,0		22	78,0 - 105,0	83,0	9,00	119	62,0 - 97,0	89,0		13	67,0 - 110,0	66,0 - 88,0	87,0		30	65,0 - 103,0

	AZ				AI	ER	AR				X				TU	EV	GU	CC
	μ	σ	N	$V_i - V_s$	$n=1$	$n=4$	μ	σ	N	$V_i - V_s$	μ	σ	N	$V_i - V_s$	$n=1$	$n=2$	$n=1$	$n=1$
1	45,9	1,01	7	44,5 - 47,5	42,8	43,4 - 52,4	48,6	2,05	7	44,3 - 51,2	44,7	2,68	46	40,7 - 52,4	46,0	38,4 - 46,9	42,2	42,7
2	13,5	0,90	7	12,0 - 14,8	13,3	12,8 - 16,0	14,3	0,88	6	13,5 - 15,5	13,6	1,02	44	11,4 - 16,1	13,6	14,4 - 14,6	13,4	
3	11,6	0,73	7	10,6 - 12,7	9,8	10,7 - 14,5	10,8	1,31	5	9,3 - 12,8	11,3	1,23	42	8,6 - 14,5	11,3	8,8 - 12,3	12,4	
4	23,3	0,76	8	22,0 - 24,4	22,4	22,0 - 26,5	24,9	0,57	7	24,9 - 25,8	22,6	1,40	54	19,7 - 26,5	22,6	21,2 - 22,4		24,0
5	20,5	0,97	7	19,2 - 21,7	21,2	17,8 - 20,3	22,2	0,79	7	21,5 - 23,3	19,2	1,42	47	15,5 - 21,5	19,0	15,5 - 20,0		
6	12,2	1,42	5	10,8 - 14,5	14,2	12,4 - 14,0	13,8	0,31	7	13,6 - 14,4	13,1	1,30	37	10,8 - 15,2		10,8 - 13,7		
7	14,1	1,29	5	13,1 - 16,3	13,2	14,0 - 16,3	15,5	1,00	6	14,2 - 17,0	14,0	1,63	37	11,4 - 16,6		11,6 - 14,9		
8	51,0		5	47,0 - 52,0	52,0	51,0 - 55,0	51,0		6	48,0 - 55,0	51,0	2,00	46	47,0 - 55,0	49,0	55,0 - 48,0		
9	86,0		5	77,0 - 93,0	74,0	81,0 - 91,0	75,0		5	63,0 - 83,0	84,0	8,00	42	71,0 - 108,0	83,0	71,0 - 84,0	93,0	

TABLA 5.35.—Medidas e índices del segundo molar superior de *Ursus spelaeus*

	T				Muestra total			
	μ	σ	N	$V_i - V_s$	μ	σ	N	$V_i - V_s$
1	44,4	2,95	84	38,0 - 52,0	45,2	3,23	409	38,0 - 54,6
2	14,0	1,23	55	11,4 - 16,2	13,9	1,12	358	11,3 - 19,9
3	10,7	1,01	54	8,6 - 11,7	11,4	1,27	343	7,8 - 14,9
4	22,6	1,66	81	19,2 - 27,1	23,2	1,43	447	19,2 - 28,5
5	18,0	1,57	81	15,0 - 21,0	19,6	1,78	406	15,0 - 24,4
6	13,6	1,03	49	11,9 - 16,1	13,0	1,03	295	10,6 - 16,7
7	15,3	1,79	49	11,7 - 18,1	14,7	1,39	296	11,1 - 18,7
8	51,0		78	46,0 - 56,0	51,0		354	35,0 - 63,0
9	77,0		54	64,0 - 104,0	83,0		331	62,0 - 110,0

TABLA 5.35.—Medidas e índices del segundo molar superior de *Ursus spelaeus*

	PR	AK	MK	UK	BA	UC	TU	D				P	FU			
	$n=1$	$n=2$	$n=1$	$n=1$	$n=1$	$n=1$	$n=2$	μ	σ	N	$V_i - V_s$	$n=3$	μ	σ	N	$V_i - V_s$
1	34,2	34,3 - 35,8	35,0	31,6	33,3 - 33,5	32,8	37,2	34,9	2,00	11	32,1 - 37,7	35,3 - 39,3	37,3	1,00	5	35,8 - 38,5
2	12,0	7,9 - 9,3	12,0		8,7 - 9,8	11,1	11,6 - 10,8	11,2	0,51	9	10,7 - 13,2	12,2 - 12,7	10,9		4	9,4 - 11,6
3	9,8	7,7 - 8,8	11,5		8,4 - 9,3	8,4	9,4 - 9,4	10,5	1,32	9	8,4 - 11,5	9,8 - 11,8	9,7		4	8,0 - 10,5
4	17,5	16,5 - 16,7	19,0	16,3	17,3 - 17,5	16,5	18,5 - 19,5	18,8	1,30	11	17,2 - 21,4	19,4 - 20,4	19,0	0,93	5	18,2 - 20,6
5	13,6	14,3 - 14,4	15,7	13,4	16,0 - 14,5	13,3	17,3 - 15,1	15,8	1,14	11	14,0 - 18,3	15,3 - 17,4	17,3	0,89	5	16,2 - 18,6
6	8,3	9,4 - 7,8	10,2		9,0 - 9,2		9,0 - 9,6	10,2	0,59	7	9,4 - 10,8	10,6 - 13,0	10,3		4	9,9 - 11,0
7	11,5	9,9 - 13,8	10,2		10,8 - 11,0		8,2 - 10,9	11,7	1,82	7	8,7 - 13,5	9,0 - 12,8	10,0		4	7,3 - 10,7
8	51,0		54,0	52,0	52,0 - 52,0	50,0		52,0	2,00	11	48,0 - 60,0	52,0 - 56,0	51,0		5	49,0 - 55,0
9	82,0		95,0	96,0	97,0 - 95,0	76,0	81,0 - 87,0	94,0	2,40	9	76,0 - 128,0	81,0 - 97,0	91,0		4	71,0 - 111,0

TABLA 5.36.—Medidas e índices del segundo molar superior de *Ursus arctos*

	LB		NO		LF	TV		ST	MN					GR	LZ		GA	GB	G	TR	
	n 2	n 2	n 2	n 2	n 1	n 2	n 1	n 1	μ	σ	N	V_1	V_2	n 1	n 4	n 1	n 1	n 3	n 3		
1	34.2	41.7	36.7	37.1	28.0	34.7	34.8	35.0	33.8	1.66	5	31.7	35.7	32.7	34.0	38.5	34.0	33.2	31.0 - 37.1	35.2 - 40.3	
2	10.6	12.0		12.3	10.0	11.1	10.5	11.1			2	11.0	12.0	10.5	10.9 - 13.4	10.5	9.6	9.7	13.0	11.6 - 12.8	
3	12.0	13.0		11.0	7.8	12.8	10.6	9.3			3	8.0	11.5	10.0	9.4 - 12.0	8.3	9.6	8.7	10.6	7.6 - 12.0	
4	18.0	20.4	20.0	19.0	16.3	18.4	18.6	18.5	18.6	0.71	5	17.8	19.6	17.5	17.6 - 19.3	17.8	17.7	15.7	21.5	18.2 - 18.2	
5	15.0	18.6	16.3	15.5	15.7	17.0	16.7	16.6	14.7	0.58	5	14.2	15.7	15.1	16.4 - 16.9	16.2	15.8	15.1	17.6	16.3 - 17.0	
6					8.2			10.6			2	10.2	10.4	8.6	9.2 - 10.2		8.8			10.5 - 10.6	
7					9.1			10.3			2	10.2	11.3	10.0	9.5 - 10.2		11.8			11.2 - 11.6	
8	55.0	49.0	55.0	61.0	53.0	55.0	53.0	53.0	55.0		5	51.0	60.0	54.0	49.0 - 52.0	52.0	53.0	51.0 - 58.0	52.0 - 52.0		
9	123.0	100.0		90.0	78.0	115.0	120.0	84.0			2	83.0	96.0	95.0	71.0 - 97.0	79.0	100.0	81.0 - 90.0	64.0 - 94.0		

TABLA 5.36.—Medidas e índices del segundo molar superior de Ursus arctos

	Muestra total			
	μ	σ	N	$V_1 - V_2$
1	35.2	2.52	53	28.0 - 41.7
2	11.1	1.14	45	7.9 - 13.4
3	10.1	1.49	48	7.7 - 13.0
4	18.6	1.34	51	16.3 - 21.5
5	15.9	1.29	53	13.3 - 18.6
6	10.0	1.01	30	8.2 - 13.0
7	10.8	1.58	31	7.3 - 13.8
8	53.0	3.28	52	47.0 - 61.0
9	91.0	13.60	45	64.0 - 123.0

TABLA 5.36.—Medidas e índices del segundo molar superior de Ursus arctos

relieve repleta de cúspulas, aptas para triturar alimento. Parecería que este aumento de talla no fue uniforme, ya que el crecimiento simultáneo de sus dimensiones transversales fue proporcionalmente menor. Por ello en *Ursus etruscus* y *Ursus arctos* la anchura del lóbulo anterior, relativa a la longitud del diente, es proporcionalmente más alta, lo que implica que el talón está relativamente menos desarrollado. La diferencia en el tamaño relativo del metacono habría que buscarla en el desarrollo de esta cúspide en el oso de las cavernas, que en general está duplicada, se ha podido observar, que cuanto mayor desarrollo posee la cúspide accesoria (s), tanto menor es la principal. Por ello el metacono, considerado sólo la cúspide principal, se hace relativamente más pequeño en *Ursus spelaeus*, que en *Ursus etruscus* y *Ursus arctos*. En *Ursus deningeri* de Cueva Mayor (B), la segunda cúspide del metacono falta o es muy reducida; por ello también en esta especie el metacono resulta proporcionalmente mayor.

Entre la anchura del lóbulo anterior (4) y la longitud absoluta (1) existe una correlación elevada para *Ursus spelaeus* (.76) y algo más baja para *Ursus deningeri* (.69), *Ursus arctos* (.62) y *Ursus etruscus* (.63). Su representación bivariada (figura 5.44), pone de manifiesto que existe una anchura relativa mayor en *Ursus arctos* y *Ursus etruscus*. La mayor pendiente de las dos líneas de regresión permite afirmar que para la misma longitud del M² se obtendrán mayores anchuras en el lóbulo anterior para *Ursus arctos* y *Ursus etruscus*. *Ursus deningeri* posee una anchura proporcionalmente menor que la de *Ursus spelaeus*. El paralelismo de las dos líneas de regresión abona la idea de la gran relación existente entre estas dos especies. En este gráfico se observa cómo el solapamiento entre las nubes de puntos correspondientes a *Ursus deningeri* y *Ursus spelaeus* no es muy notable, siendo mayor el que existe entre los puntos de *Ursus arctos* y *Ursus deningeri*. Los pocos puntos correspondientes a *Ursus etruscus* se colocan netamente por encima de los de *Ursus arctos*, indicando una mayor anchura relativa del diente.

Se pasará a continuación a tratar las posibles diferencias existentes entre las medidas del segundo molar superior del oso de las cavernas, de aquellas localidades que han proporcionado una muestra más o menos aceptable.

De los histogramas de la longitud total del segundo molar superior (1) (fig. 5.45) aparece un buen solapamiento entre los correspondientes a los yacimientos de las Cuevas de Arrikrutz (A), Ekain (K). El primero de ellos es netamente bimodal (43 y 45 mm.); el segundo unimodal (43 milímetros). En los yacimientos de las Cuevas de El Toll (X) y del Reguerillo (T), existe una peor re-

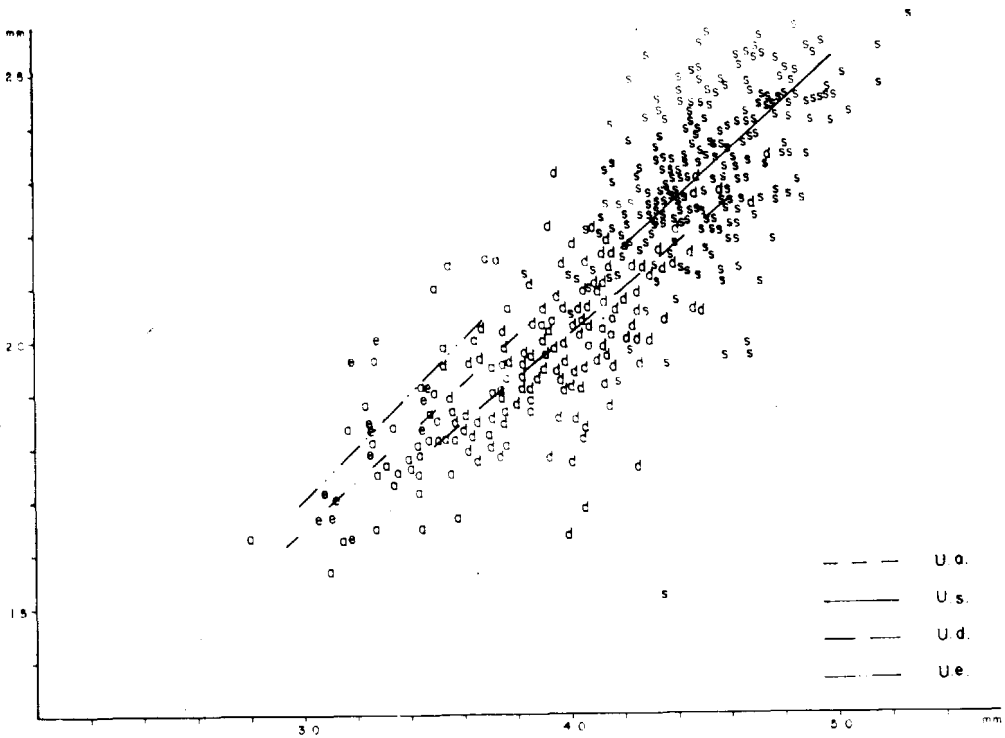


Figura 5.44.—Segundo molar superior: representación bivariada de la anchura del lóbulo anterior (4) en función de la longitud absoluta (1). a, *Ursus arctos*; e, *Ursus etruscus*; s, *Ursus spelaeus*; d, *Ursus deningeri*.

presentación de los valores más altos de los recorridos de la muestra de Ekain (K). El primero es polimodal (44 y 47 mm.) y el segundo claramente unimodal (44 mm.). El yacimiento de Troskaeta (TR) es polimodal, probablemente por el pequeño tamaño de la muestra; el de Lezetxiki (LZ), con sólo ocho piezas medidas, no puede considerarse. Supuestas normales las distribuciones, resulta (tabla 5.37), que sólo son significativamente menores las longitudes medias de los segundos molares de los yacimientos de Troskaeta (TR) y del Reguerillo (T). Aunque en la tabla 5.37 se detectan numerosos valores medios de medidas que difieren significativamente de los de Ekain (K), la anchura del lóbulo anterior (5) es en todos los casos significativamente menor.

	M ²						
	1	2	3	4	5	6	7
LZ							
TR	<	<		<	<		
A					<		
S					<	<	<
X		<			<		<
T	<			<	<	>	

Tabla 5.37.—Significación de diferencias entre valores medios de medidas del segundo molar de *Ursus spelaeus*, según yacimientos.

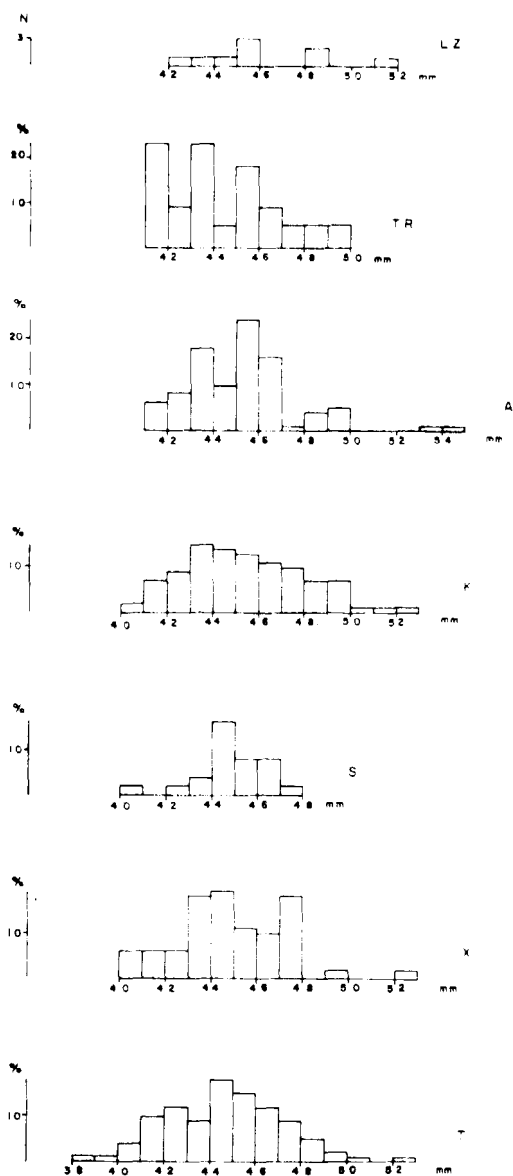


Figura 5.45.—Histogramas de la longitud absoluta del segundo molar superior (1) de *Ursus spelaeus*. T, Cueva del Reguerillo; X, Cueva de Toll; S, Cueva de la Pasada; K, Cueva de Ekain; A, Cueva de Arrikruz; TR, Cueva de Troskaeta; LZ, Cueva de Lezetxiki.

BIBLIOGRAFIA

- COUTURIER, J. (1953): *L'ours brun*. Greboble.
- KOBY, F. E. (1949): *Le dimorphisme sexuel des canines d'Ursus arctos et de Ursus spelaeus*. Rev. Suiss. Zool., 56:675-687.
- KOBY, F. E. (1950): *Reduction de la premolaire supérieure chez Ursus spelaeus*. C. R. Soc. Pal. Suiss. Eclog. Geol. Helvet. 43, 2:288-289.
- KOBY, F. E. (1952): *La dentition lactele de l'Ursus spelaeus*. Rev. Suiss. Zool., 59, 27:511-541.
- KURTEN, B. (1954): *Observations on allometry in mammal dentition, its interpretation and evolutionary significance*. Acta Zool. Fenn. 85:1-13.
- KURTEN, B. (1955): *Sex dimorphism and size trends in the cave bear*. Acta Zool. Fenn. 90:1-47.
- KURTEN, B. (1977): *Bären und Hyänenreste aus dem Pleistozän von Taubach*. Quartärpaläontologie Berlin, 6:361-378.
- MUSIL, R. (1959): *Der Hölenbäre aus der Höle Barová*. Acta Mus. Moraviae, LXIV:89-114.
- MUSIL, R. (1964): *Die braunbären aus dem ende des letzten glacials*. Acta Mus. Moraviae, XLIX:83-102.
- RADULESCU, C., y SAMPSON, P. (1959): *Contribution a la connaissance de la dentition lactele d'Ursus spelaeus*. Eiscitalter un Gegenwart, 10:205-216.
- TERZEA, E. (1969): *Nouvelles données sur la dentition lactele de l'Ursus spelaeus*. Act. IV Congr. Int. Spel., 4-5: 383-389.
- TORRES, T. (1978): *Los osos fósiles de la Sierra de Atapuerca (Burgos)*. Bol. Geol. y Min., LXXXIX-II:123-132.
- TORRES, T. (1984): *Ursidos del Pleistoceno-Holoceno de la Península Ibérica*. Tesis Doctoral ETSIM.